

FLORA

ODER ALLGEMEINE BOTANISCHE ZEITUNG

HERAUSGEGEBEN VON

DR. O. RENNER

PROFESSOR AN DER UNIVERSITÄT JENA

NEUE FOLGE. 31. BAND

DER GANZEN REIHE 131. BAND

VIERTES (SCHLUSS-)HEFT

MIT 33 ABBILDUNGEN IM TEXT UND 8

Nachlaß von Prof. N. Malta



JENA

VERLAG VON GUSTAV FISCHER

1937

Flora. N. F. Band 31

Heft 4

S. 369—447, Jena, 15. 6. 1937

Inhaltsverzeichnis.

	Seite
BENL, GERHARD, Eigenartige Verbreitungseinrichtungen bei der Cyperaceengattung <i>Gahnia</i> Forst. (Die Befestigung der Früchte an den persistierenden Filamenten.) Mit 11 Abbildungen im Text	369—386
WALTER, HEINRICH, und BAUER, GRETTEL, Über das Einrollen der Blätter bei Farnen und Blütenpflanzen. Mit 11 Abbildungen im Text	387—399
REULE, HANS, Vergleichend-anatomische Untersuchungen in der Gattung <i>Mesembrianthemum</i> L. Mit 8 Tafeln im Text	400—424
HELM, JOHANNES, Anlage und Entwicklung der Blattstielfornen von <i>Quisqualis indica</i> . Mit 4 Abbildungen im Text	425—437
TOBLER, F., Über den Bau der Hymenolichenen und eine neue zu ihnen gehörende Gattung. Mit 7 Abbildungen im Text	438—447
Bandtitel und Inhalt.	

Die „Flora“ erscheint zwanglos in einzeln berechneten Heften. Je 4 Hefte bilden einen Band. Im Jahre 1937 wird ein Band ausgegeben, dessen Gesamtpreis RM 40.— nicht überschreiten wird.

Manuskripte in deutscher Sprache, völlig druckfertig in Maschinenschrift, sind zu richten an Prof. Dr. O. Renner, Jena, Botanisches Institut.

Außerste Kürze wird allen Mitarbeitern zur Pflicht gemacht. Tabellen und Abbildungen sind auf das unumgänglich Nötige zu beschränken.

Verfassernamen sind dort, wo sie im Druck hervorgehoben werden sollen — nicht grundsätzlich, z. B. nicht bei öfterer Wiederholung — gerade zu unterstreichen, lateinische Namen sind gewollt zu unterstreichen. Die Texte zu den Abbildungen sind auf besonderem Blatt gesammelt beizugeben.

Verlag von Gustav Fischer in Jena

International rules of Botanical Nomenclature

Adopted by the international Botanical Congresses of Vienna, 1905,
and Brussels, 1910

Revised by the international Botanical Congress of Cambridge, 1930

Compiled by the Editorial Committee for Nomenclature from the Report of the
Subsection of Nomenclature prepared by

John Briquet (†)

Règles internationales de la Nomenclature botanique

Adoptées par les congrès internationaux de botanique de Vienne, 1905,
Bruxelles, 1910 et Cambridge, 1930

Internationale Regeln der Botanischen Nomenclatur

Angenommen von den Internationalen Botanischen Kongressen zu Wien 1905,
Brüssel 1910, und Cambridge 1930

Dritte Ausgabe. XI, 152 S. Lex-8° 1935 Rmk 7.—

Nachlass von Prof. N. Malt

Eigenartige Verbreitungseinrichtungen bei Cyperaceengattung *Gahnia* Forst¹⁾.

(Die Befestigung der Früchte an den persistierenden Filamenten.)

Von **Gerhard Benl** (München).

(Aus dem Botanischen Museum in München-Nymphenburg.)

Mit 11 Abbildungen im Text.

A. Einleitung.

Die Gattung *Gahnia* Forst. umfaßt etwa 40 Arten, die sich im wesentlichen auf Australien, Tasmanien, Neuseeland, Neukaledonien, Neuguinea, den Malayischen Archipel, China und die Inseln des Pazifischen Ozeans verteilen. Es handelt sich um perennierende Pflanzen, die dort teils in Trockengebieten teils in Regenwäldern und Sümpfen gedeihen und eine Höhe von 30 cm bis $1\frac{1}{2}$ m, in seltenen Fällen (*G. xanthocarpa* Hook.) bis zu $3\frac{1}{2}$ m erreichen. Die Infloreszenz ist eine hängende oder aufrechte Rispe. Die Ährchen sind bei manchen Formen einblütig, bei anderen wird eine männliche Blüte von einer hermaphroditen übergipfelt; Perianthborsten fehlen. Die Zahl der sterilen Spelzen (tiefer stehende Tragblätter, in deren Achseln sich keine Blüten entwickeln) schwankt zwischen 2 und 12. Die überwiegende Mehrzahl der Arten zeichnet sich durch eine höchst merkwürdige Erscheinung aus: Die Filamente gehen nach der Anthese nicht zugrunde, sondern werden dauerhaft und widerstandsfähig. In vielen Fällen strecken sie sich außerdem bis auf ein Vielfaches ihrer ursprünglichen Länge. Ferner findet man die Staubfäden — nachdem sich die Fruchtbasis gemeinsam mit den Filamentansätzen vom Blütenboden abgelöst hat — mit ihrem basalen Ende stets am Grunde der Frucht angewachsen, während das apikale nach dem Abwerfen der von einem Kamm gekrönten Antheren irgendwie an den Rispen befestigt bleibt. Auf diese Weise wird ein Abfallen der reifen Frucht verhindert.

1) Erschienen als Dissertation der Technischen Hochschule München.
Flora, Bd. 131.

Wohl finden sich in einigen einschlägigen Florenwerken¹⁾ vereinzelte, kurze Andeutungen über diese Eigentümlichkeiten, nähere Angaben stehen jedoch, selbst in den Originalbeschreibungen der einzelnen Arten, bisher noch völlig aus — eine Tatsache, die um so verwunderlicher ist, als im ganzen Pflanzenreich eine gleichartige Erscheinung sonst nirgends bekannt wurde. Auch in C. B. Clarkes unveröffentlichter Cyperaceen-Arbeit, deren Manuskript der Verfasser in Kew Gelegenheit hatte einzusehen, sind diese Verhältnisse keiner näheren Betrachtung unterzogen.

W. Colenso sah in den persistierenden Filamenten Perianthborsten (hypogynous scales) und begründete diese Ansicht damit, daß er z. B. bei *Gahnia scaberula* Colenso = *G. setifolia* Hook. und *Gahnia exigua* Colenso = *G. setifolia* Hook. gleichzeitig 'both short stamens bearing anthers and those long crumpled "filaments" — which are also "broad, flat, 1-nerved, and obtuse at tips"' gefunden habe. In Wirklichkeit aber liegen die Dinge so, daß bei den zweiblütigen Arten, zu denen auch *G. setifolia* Hook. zählt, die Staubblätter in der einen Blüte häufig früher

1) Bailey, F. M., The Queensland Flora, VI. Queensland, 1902. — Ders., The Weeds and Suspected Poisonous Plants of Queensland. Brisbane, 1906. — Bentham, G., Flora Australiensis, VII. London, 1878. — Black, J. M., Flora of South Australia. Adelaide, 1922. — Brongniart, A., in L. I. Duperrey, Voyage autour du monde, Botanique, II. Paris, 1829. — Brown, F. B. H., Flora of Southeastern Polynesia. I. Monocotyledons. Bishop Mus. Bull. 84. Honolulu, 1931. — Cheeseman, T. F., Illustrations of the New Zealand Flora, II. Wellington, 1914. — Ders., Manual of the New Zealand Flora. Wellington, 1925. — Colenso, W., A description of some newly-discovered and rare Indigenous Plants: being a further Contribution towards the making known the Botany of New Zealand. Trans. & Proc. N. Zeal. Inst. (1885), XVIII. 1886, p. 278—280. — Ewart, A. J., Flora of Victoria. Melbourne, 1930. — Gaudichaud, Ch., in L. de Freycinet, Botanique du Voyage autour du monde. Paris, 1826. — Hillebrand, W. F., Flora of the Hawaiian Islands. London, 1888. — Hooker, J. D., The Botany of the Antarctic Voyage: II. Flora Novae-Zelandiae, I. London, 1853. — Ders., Handbook of the New Zealand Flora. London, 1867. — Ders., The Flora of British India, VI. London, 1890—1894. — Kirk, T., Descriptions of New Plants. Trans. & Proc. N. Zeal. Inst. (1876), IX. 1877, p. 547—552. — Ders., Description of New Cyperaceous Plants, chiefly from the Nelson Provincial District. Trans. & Proc. N. Zeal. Inst. (1893), XXVI. 1894, p. 260—263. — Lesson, A. et Richard, A., Voyage de découvertes de l'Astrolabe, Botanique. Paris, 1832. (Essai d'une Flore de la Nouvelle-Zélande.) — Miquel, F. A. W., Flora van Nederlandsch Indië, III. Amsterdam, 1855. — Moore, Ch., Handbook of the Flora of New South Wales. Sydney, 1893. — Mueller, F. v., Fragmenta Phytographiae Australiae, IX. Melbourne, 1875. — Ders., Key of the system of Victorian plants, I. Melbourne, 1887/88. — Ridley, H. N., The Flora of the Malay Peninsula, V. London, 1925. — Rodway, L., The Tasmanian Flora. Hobart, Tasmania, 1903. — Seeman, B., Flora Vitiensis. London, 1865—73. — Turner, F., Botany of North-Eastern New South Wales. Proc. Linn. Soc. N.S.-Wales, XXXI, Nr. 122. 1906, p. 365—392.

entwickelt sind als in der anderen (s. S. 380), so daß man in ein und demselben Ährchen Stamina bzw. Filamente von durchaus verschiedener Größe und Beschaffenheit antreffen kann. Wenn andererseits T. F. Cheeseman davon spricht, daß 'the two flowers are placed so close together that it is quite easy to take the two for one'¹⁾, so ist dem wiederum nicht zuzustimmen, da beim Herauspräparieren des Fruchtknotens bzw. der Frucht aus dem Ährchen nur die Stamina der zwittrigen, nicht aber die der männlichen Blüte an der Basis hängen und damit ganz einwandfrei als solche zu identifizieren sind.

Zur Untersuchung kam ausschließlich Herbarmaterial, und zwar von 35 verschiedenen Spezies. Bei 26 Arten wurde eine Befestigung der Früchte konstatiert, bei dreien (*Gahnia castanea* Ridley, *Gahnia stricta* Bcklr. und *Gahnia vitiensis* Rendle) waren die Exemplare zu jung oder zu unvollständig, als daß sichere Angaben darüber hätten gemacht werden können.

Es ist mit großer Wahrscheinlichkeit anzunehmen, daß auch unter den dem Verfasser unzugänglichen Arten solche anzutreffen sind, die persistierende und an der Fruchtbasis angewachsene Filamente besitzen. Soweit sich aus der Literatur Schlüsse ziehen lassen, dürfte das bei *Gahnia Boniana* Bcklr. ('filamentis subtilibus elongatis', O. Böckeler, in Allg. Bot. Zeitschr. II., 1896, p. 141), *Gahnia Boninsimae* Maxim. ('staminibus . . . flexuosis', C. J. Maximowicz, in Bull. Ac. Sci. St. Pétersbourg, XXXI., 1887, p. 112), *Gahnia castanea* Ridley ('Stamens 3, with very long filaments', H. N. Ridley, in Journ. Fed. Mal. States Mus., VI., 1915, p. 60 und 'filaments very long' in Fl. Mal. Penins., V., 1925, p. 169), *Gahnia graminifolia* Rodw. ('filament long, subpersistent', L. Rodway, in Pap. & Proc. Roy. Soc. Tasmania 1893/94, p. 182), *Gahnia stricta* Bcklr. ('filamentis elongatis', O. Böckeler, in Allg. Bot. Zeitschr., II., 1896, p. 142), und *Gahnia vitiensis* Rendle ('filaments ultimately elongating beyond the glumes', L. S. Gibbs, in Journ. Linn. Soc. Bot., XXXIX., 1909/11, p. 180) der Fall sein.

Im Laufe der Untersuchung ließen sich nicht weniger als vier verschiedene Befestigungsmechanismen feststellen; sie wurden Klemm-, Flecht-, Kleb- und Spreizmechanismus genannt. Die Anordnung ihrer Reihenfolge wurde nach dem Gesichtspunkt der Befestigungsstärke getroffen.

B. Die verschiedenen Befestigungsmechanismen.

I. Der Klemmechanismus.

Untersuchungen an verschiedenen alten Blüten der diesem Typus zugeordneten Formen ergaben, daß das untere Ende der Filamente nicht von vornherein mit der Basis des fertilen Teils der Frucht bzw. des Fruchtknotens verwachsen ist, sondern daß diese zunächst durch ein aus schwammigem Gewebe bestehendes Säulchen, den Frucht-

1) Cheeseman, T. F., l. c. 1925, p. 237.

träger, vom Blütenboden getrennt ist. Am unteren Rande des Fruchträgers erheben sich dann die Stamina. Mit dem Heranreifen der Frucht verschwindet der Fruchträger mehr und mehr — er geht offenbar völlig in der anschwellenden Nuß auf —, bis schließlich die Filamente der Fruchtbasis ansitzen (Fig. 1). Besonders schön konnte diese Entwicklung bei *Gahnia aspera* Spreng. verfolgt werden¹⁾. Ob der Fruchträger entwicklungsgeschichtlich als ein Teil des Fruchtknotens oder als Wucherung des Blütenbodens zu betrachten ist, muß dahingestellt bleiben. Wahrscheinlich ist ersteres der Fall.

Stets findet man bei diesem Typus die Ränder einiger die Blüte umschließender Spelzen — in zwei Fällen wird die Blüte von einer

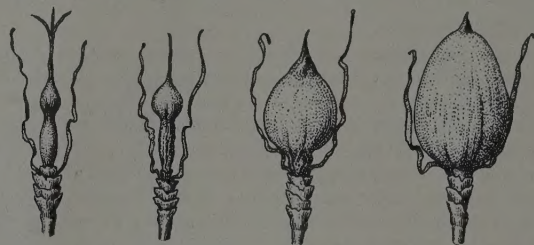


Fig. 1. Die Entwicklung der Frucht bei *Gahnia aspera* Spreng. Der untere, sterile Teil des Fruchtknotens (der Fruchträger) geht beim Heranwachsen der Frucht in dieser auf. Die Spelzen sind entfernt. (Vierfach vergr.)

einzigsten Spelze völlig umscheidet — gegen ihr oberes Ende zu mehr oder minder vollkommen eingerollt. Strecken sich die Stamina, welche in jugendlichen Stadien stark und wiederholt geknickt sind, in die Länge, so schieben sie sich mit ihren zugespitzten Antheren voran in die sich nach oben zu verjüngenden Spelzenröhren. Die Antheren treten jenseits wieder ins Freie, öffnen sich und fallen später ab. Das Einrollen der Spelzenränder und das Strecken der Stamina dürfte gleichzeitig erfolgen. Letzten Endes resultieren jedenfalls beide Vorgänge in einem Einklemmen der Filamente in die Spelzen und nach ihrer Ablösung vom Blütenboden ragt dann die Frucht, an den Filamenten hängend, frei in die Luft (Fig. 2 und 3). Das Einklemmen aber ist bereits vollzogen, bevor die Spelzen auseinandergedrängt werden und die Frucht völlig sichtbar werden lassen. So greifen also Organe in

1) C. B. Clarke bringt diese Verhältnisse in seiner Zeichnung der Blüte von *G. aspera* Spreng. (Illustrations of Cyperaceae, London, 1909, Tab. XCVI, fig. 2) nicht zum Ausdruck.

den biologischen Mechanismus der Blüte ein, welche an sich gar nicht zur Blüte gehören. Im einzelnen wird die Erscheinung bei den verschiedenen Spezies modifiziert.

Es handelt sich durchweg um Formen mit einblütigen Ährchen.

a) ***Gahnia aspera* Spreng.** Die Anordnung der Spelzen in einem Teilblütenstand ist ange-nähert tristich (Fig. 4). Die drei innersten Spelzen (einschließlich der fertilen) sind glatt, stumpf und schuppenförmig breit. Sie werden wesentlich über-ragt von den zugespitzten äußeren Spelzen, unter denen die drei inneren (a, b, c) durchschnittlich stärker gekielt sind als die äußeren (d, e, f; die letztere fehlt häufig). Für das Einklemmen der Filamente — sie traten in dem unter-suchten Material meist in der Vier-, seltener in der Fünfzahl auf (Böckeler und Ben-tham¹⁾ geben sogar sechs an) — kommen nur die Spelzen a, b und c in Frage, derart, daß z. B. zwei Filamente in der Spelze a, zwei in b, oder drei in a, eines in b, oder eines in a, zwei in b, eines in c einge-klemmt sind. Auch an-

dere Fälle wurden beobachtet, die vor allem dadurch zustande kommen, daß ein oder zwei Filamente frei stehen. Die breiten, bandförmigen Staubfäden sind an ihren Schmalseiten mit je einer Zähnenreihe be-

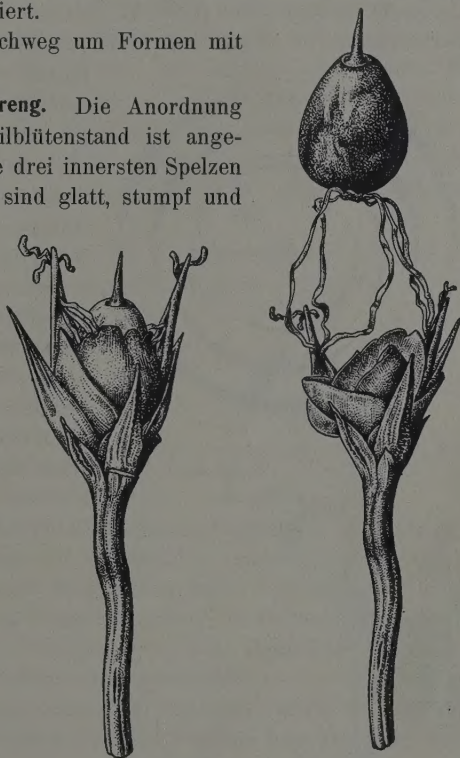


Fig. 2 und 3.

Klemmechanismus bei *Gahnia aspera* Spreng.

Fig. 2. Die noch un-reife Frucht ist von den Spelzen eingeschlossen. Die Filamente sind in die eingerollten Spelzen-spitzen eingeklemmt.

Fig. 3. Ein Abfallen der reifen Frucht wird dadurch verhindert, daß die einge-klemmten Filamente an der Fruchtbasis festge-wachsen sind.

(Vierfach vergr.)

1) O. Böckeler, in *Linnaea* XXXVIII, p. 344. — G. Bentham, l. c. 1898, p. 412.

setzt. Für die Befestigung haben diese Zähnchen keine Bedeutung; an den gealterten Filamenten lassen sie sich oft nur noch spurenweise erkennen. Die in völlig reifem Zustande glänzend rotbraune, selten schwarzgefleckte Frucht hebt sich, an den tiefbraunen, 10—13 mm langen Filamenten hängend, deutlich von dem braunschwarzen Hintergrund der Infloreszenz ab.

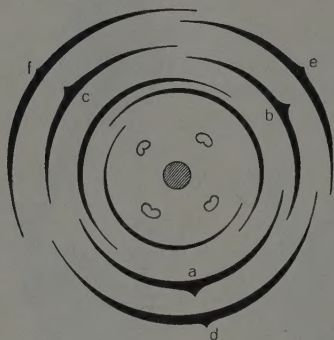


Fig. 4. Ährchendiagramm von *Gahnia aspera* Spreng. ($P_0A_1-5G_1$.)

b) **Gahnia globosa Mann.** Der hauptsächlichste Unterschied im Ährchendiagramm von *G. globosa* Mann gegenüber *G. aspera* Spreng. ist darin zu erblicken, daß sich zwischen Frucht und Spelzen drei (selten zwei) meistens zackenrandige Schuppen finden, die teils als Perianthreste („perigonal scales“ nach W. Hillebrand¹⁾) teils als Spelzen reduzierter, tiefer stehender Blüten gedeutet werden. Dem Verfasser

erscheint die letzte Auffassung wahrscheinlicher, weil er feststellte, daß diese Gebilde durchaus nicht immer von gleicher Größe sind, daß vielmehr eines davon — und zwar gerade das äußerste — größer ist als die übrigen und damit einen Übergang zu den eigentlichen Spelzen vermittelt. Jedenfalls sind die Schuppen — im Gegensatz zur Angabe Hillebrands — nicht miteinander verwachsen. Was die Einklemmungsverhältnisse betrifft, so liegen die Dinge analog wie bei *G. aspera* Spreng. Die Filamente sind ebenfalls mit, wenn auch kleineren, Borsten besetzt.

c) **Gahnia schoenoides Forst.** Bei *G. schoenoides* Forst. legen sich nur zwei stumpfe Spelzen schalenförmig um die auch im reifen Zustande gelblich weiße, nichtglänzende, schwach dreiseitige Frucht. Während sich — den Untersuchungen zufolge — bei *G. aspera* Spreng. stets mindestens zwei Spelzen an der Einklemmung der Filamente beteiligen, findet man hier neben den dort angegebenen möglichen Fällen der Verteilung die Gesamtheit (drei, vier, seltener fünf) oder einen Teil der Filamente — die übrigen sind dann frei — bisweilen in die innerste der gekielten Spelzen allein eingeklemmt.

d) **Gahnia tristis Nees.** Auch hier sind nicht selten die drei bis vier (fünf) Filamente in eine einzige Spelze zusammen eingeklemmt.

1) W. Hillebrand, l. c. 1888, p. 483.

Die Stamina besitzen während der Anthese eine Länge von bis 2,3 cm; die Antheren allein sind 5—6 mm lang. Während des Heranreifens der weiblichen Frucht fällt dann der größte Teil der die Spelzen überragenden Staubfäden ab, so daß schließlich die Frucht an nur mehr etwa 8 mm langen Filamenten hängt. Wir hätten damit einen Fall von partieller Persistenz der Filamente. (Daß der unbedeckte Teil der Staubfäden keineswegs immer abfällig sein muß, zeigen andere Typen von Befestigungsmechanismen, vor allem der Flechtmechanismus.) Wie bei *G. aspera* Spreng. so ist auch hier die Frucht von drei stumpfen Spelzen umschlossen.

e) ***Gahnia javanica* Mor.** Die bei *G. schoenoides* Forst. und *G. tristis* Nees angebahnte Erscheinung ist bei *G. javanica* Mor. fast restlos durchgeführt: Die Filamente der triandrischen Blüte¹⁾ sind zusammen in eine einzige Spelze eingeklemmt, und zwar in die äußerste der drei inneren Spelzen, die zugleich meist die längste unter allen (fünf) ist. (Die Spelzen sind hier alle zugespitzt, wenn auch die zwei innersten etwas schwächer.) Die rotbraunen, oft nur schmutzig gelben Früchte hängen auf diese Weise weiter aus den Ährchen heraus und werden bei ihrem geringen Gewicht (2—3 mg) schon von dem leisesten Windzug hin- und herbewegt.

f) ***Gahnia Gunnii* F. v. M.** (= *Cladium Gunnii* Hook.). Mag schon das Einklemmen aller Filamente in einer einzigen Spelzenspitze auf ein stärkeres Exponieren der Frucht abzielen, so können die Verhältnisse bei *G. Gunnii* F. v. M. (= *Cladium Gunnii* Hook.) wohl nur noch in diesem Sinne gedeutet werden. Die innerste Spelze, in deren Spitze die drei Filamente samt dem Griffel eingeklemmt sind, hat zunächst die gleiche senkrechte Stellung wie die übrigen Spelzen. Während der Fruchtreife aber spreizt sie sich seitlich ab, um schließlich im rechten Winkel zur Infloreszenz zu stehen, an ihrem Ende die aufgehängte, meist blaßbraune Frucht tragend (Fig. 5).

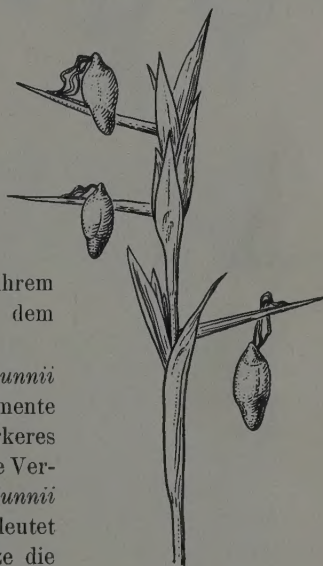


Fig. 5. *Gahnia Gunnii* F. v. M. (= *Cladium Gunnii* Hook.). (Vierfach vergr.)

1) Zuweilen sollen sich zweiblütige Ährchen finden. Es besteht deshalb jedoch keine Veranlassung diese Species unter das Subgenus *Eu-Gahnia* mit hauptsächlich zweiblütigen Ährchen zu stellen (C. B. Clarke, in Kew Bull. Add. ser. VIII, p. 127).

g) **Gahnia Gaudichaudii Steud.** (= *G. affinis* Brongn. [H. Pfeiff.]). Eine andere Vorrichtung, die im Zusammenhang mit dem eigentlichen Klemmechanismus zu stehen scheint, ist bei *G. Gaudichaudii* Steud. (= *G. affinis* Brongn. [H. Pfeiff.]) gegeben. Im jugendlichen Zustand ist die ganze Blüte von der innersten Spelze umhüllt, Staubfäden und Griffel sind in ihre Spitze eingeschlossen, die Antheren ragen darüber hinaus; die übrigen Spelzen legen sich in annähernd disticher Anordnung

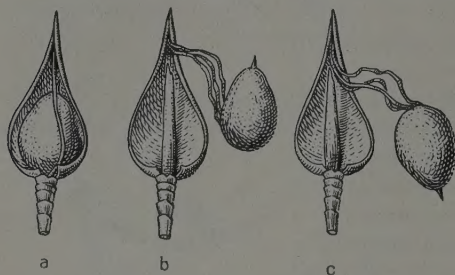


Fig. 6. *Gahnia Gaudichaudii* Steud. (= *G. affinis* Brongn. [H. Pfeiff.]). a Die unreife, noch nicht vom Blütenboden abgelöste Frucht. b und c Nach dem gemeinsamen Ablösen der Fruchtbasis und der Filamente vom Fruchtboden wird die Frucht (durch das lanzettliche Schuppenblättchen?) aus der Spelze herausgedrängt. (Vierfach vergr.)

herum. Engangeschmiegt an den Mittelnerv der innersten Spelze aber findet man ein kleines lanzettliches Blättchen (von H. Hillebrand wiederum als Perianthrest gedeutet). Später ist die innerste Spelze stark in einer Ebene ausgebreitet, die äußersten Spelzen sind beiseite gedrängt und größtenteils abgefallen. Die tiefschwarze, glänzende Frucht hängt dann an

den drei gelben Filamenten deutlich von der Spitze der hellbraunen Spelze weg (Fig. 6). Das vorhin genannte Schuppenblättchen jedoch ragt nun in den ehemals von der Frucht eingenommenen Raum hinein. Liegt also nicht die Annahme nahe, daß eben diese Schuppe an der Lagenveränderung der Frucht beteiligt ist und sie hinausdrängt?

h) **Gahnia hystrix Black.** Auch bei *G. hystrix* Black ist ein derartiges Schuppenblättchen vorhanden. Ob im übrigen die Verhältnisse ähnlich liegen wie bei *G. Gaudichaudii* Steud. konnte wegen Mangels an geeignetem Material nicht festgestellt werden.

II. Der Flechtmechanismus.

Bei den diesem Typus angehörigen Arten erreichen die Filamente im Zustand der Frucht reife ein Vielfaches ihrer ursprünglichen Länge, um sich dann zopfartig miteinander zu verflechten. Öffnet man ein blühendes Ährchen, so findet man die Filamente mehr oder minder spiralig gewunden. Da sie aber nach einer künstlichen Streckung in diesem Altersstadium noch keineswegs ihre spätere endgültige Länge

zeigen, muß ein postflorales Wachstum der Stamina angenommen werden.

Die Filamente sind außerordentlich hygroskopisch. Schon ein kurzes Anhauchen genügt, um Bewegungen hervorzurufen. In trockener Atmosphäre führen die Filamente deutliche Torsionsbewegungen aus. Befeuchtet man sie, so strecken sie sich annähernd gerade. Die Verflechtung dürfte deshalb in der Weise vor sich gehen, daß die anfangs mit gestreckten Spitzen aus den noch geschlossenen Ährchen hervorragenden Filamente (meist nach Abwurf der Antheren) so zu tordieren beginnen, daß benachbarte Filamente — mögen sie der gleichen oder einer anderen Blüte angehören — sich dabei miteinander verflechten. Da die inneren Enden der Filamente an der Basis der Frucht angewachsen sind — ein Fruchträger ist hier ebenfalls vorhanden (wie übrigens auch bei den späteren Mechanismen), aber wegen der bei diesen Formen langgestreckten Gestalt der meist beidendig zugespitzten Früchte weniger augenfällig —, wird durch diesen Mechanismus des Verflechtens ein Herabfallen der ausgereiften Frucht verhindert (Fig. 7).

Ein eigentümliches Bild bietet der Gesamtfruchtstand mit den vielen freischwingenden Früchten (Fig. 8 und 9).

1.

Bei den Arten mit einblütigen Ährchen verwickeln und verflechten sich die Filamente einer Blüte während der Fruchtreife mit denen der Blüten benachbarter Ährchen. Für eine bereits herabhängende Frucht wäre demnach ein Halt nur so lange gewährleistet, als ihre Filamente mit denen solcher Blüten verflochten bleiben, deren Früchte selbst noch nicht ausgereift sind. Man findet die Filamente jedoch auch an und zwischen den Spelzen hängen.



Fig. 7. Flechtmechanismus bei *Gahnia setifolia* Hook. Die Filamente der Zwitterblüte verwickeln sich während ihres postfloralen Streckungswachstums mit denen der männlichen Blüte. Nach dem Ablösen vom Blütenboden bleibt die Frucht an den Filamenten aufgehängt.
(Vierfach vergr.)

Hierher gehören:

a) **Gahnia melanocarpa R. Br.** Die eiförmige, schwarzbraune Frucht ist an drei, selten vier dünnen, braunroten, wenig verlängerten (1—1,5 cm langen) Filamenten aufgehängt.



Fig. 8. *Gahnia pauciflora* Kirk. Eine Rispe mit reifen, an ihren Filamenten hängenden Früchten. (Natürl. Größe.)

b) **Gahnia lacera Steud.** Etwas länger (2 cm) sind die strohfarbenen Filamente, an denen die nach dem Ausreifen schwarze Frucht bei *G. lacera* Steud. befestigt bleibt.

c) *Gahnia marquisensis* F. Brown. Da stets eine Anzahl der kleinen, wenigspelzigen Ährchen — von einem gemeinsamen Deckblatt umhüllt — in dichtgedrängten Gruppen zusammengefaßt ist, findet man vor dem Ablösen der Früchte auch die gegen 2 cm langen Filamente (gewöhnlich drei in jeder Blüte) mehr oder minder regelmäßig gebüschelt. Später

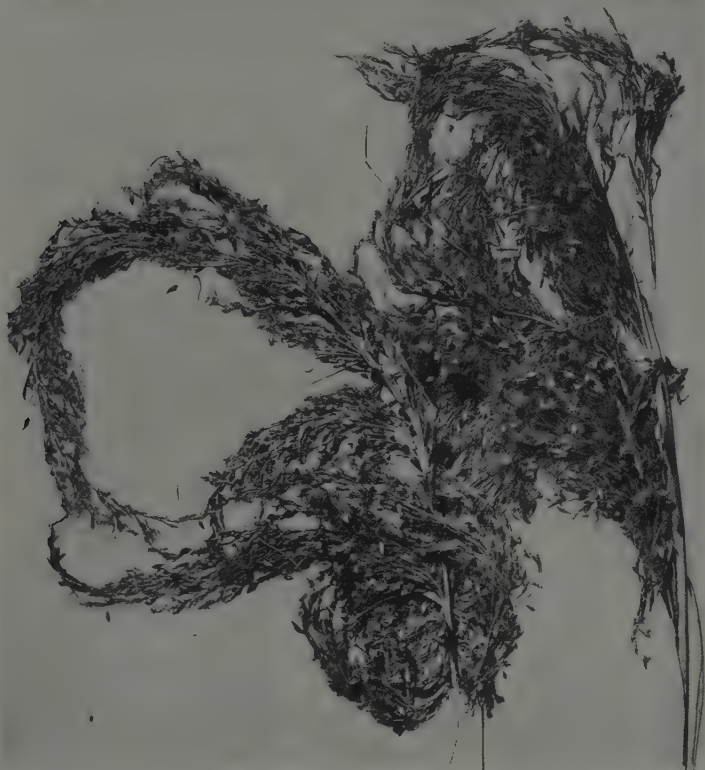


Fig. 9. *Gahnia xanthocarpa* Hook. Aus der Rispe (doppelt geknickt) leuchten deutlich die hellen Früchte heraus. ($\frac{1}{3}$ natürl. Größe.)

leuchten dann die 2—3 mm langen, hellgelben Früchte an ihren rostbraunen Filamenten zwischen den dunkelbraunen Spelzen hervor.

d) *Gahnia procera* Forst. zeigt unter allen Formen wohl das stärkste postflorale Wachstum der (vier bis sechs) Filamente. Sie erreichen eine Länge bis zu 6 cm und übertreffen damit die Spelzen um das

Zehnfache. Die an ihnen herabhängende rotbraune Frucht ist daher schon von weitem in den Rispen sichtbar.

2.

Bei den Arten mit zweiblütigen Ährchen¹⁾ — eine hermaphrodite Blüte sitzt terminal bzw. pseudoterminal, eine männliche, die aber in ihrer Entwicklung keineswegs damit Schritt zu halten braucht, zuweilen steril ist oder in seltenen Fällen ein verkümmertes Pistill enthält, darunter — beteiligen sich auch die Filamente der männlichen Blüte an der Verflechtung. Während sich jedoch die Staubfäden der Zwitterblüte mit ihrem basalen Ende vom Blütenboden ablösen und dann samt der daran hängenden Frucht ins Freie ragen, bleiben die Stamina der männlichen Blüte in ihrer ursprünglichen Stellung. Auf diese Weise ist bei den zweiblütigen Formen eine bessere Befestigung der Frucht gewährleistet als bei den einblütigen.

a) **Gahnia pauciflora Kirk.** Die schwach dreikantige, zunächst gelbe, später orangefarbene bis rotbraune Frucht hängt an vier oder fünf Filamenten, die ihrerseits alle oder zum Teil mit den meist in der Vier-, seltener in der Fünfzahl vorhandenen Staubfäden der männlichen Blüte und denen benachbarter Ährchen verwebt sind. Auf den ersten Blick zeigt *G. pauciflora* Kirk eine gewisse Ähnlichkeit mit *G. procera* Forst.; die Stamina werden indes nur bis 4 cm lang (Fig. 8).

b) **Gahnia psittacorum Lab.** Bei *G. psittacorum* Lab. sind die Filamente ($\varnothing = 3-5$, $\text{♂} = 4-5$) noch kürzer (2,5 cm). Eine Verflechtung zwischen Filamenten verschiedener Ährchen ist daher auch weniger häufig. Die hängenden scharlachroten, seltener gelblichen Früchte heben sich von dem dunklen Hintergrund der tiefbraun-, beinahe schwarzspeligigen Infloreszenzen deutlich ab.

c) **Gahnia rigida Kirk.** Vier bis sechs verlängerte Filamente tragen hier die braune, zuweilen rot und schwarz gefleckte Frucht.

d) **Gahnia robusta Kirk** zeigt ähnliche Verhältnisse. Die Frucht ist in reifem Zustande schwarzbraun bis schwarz.

e) **Gahnia setifolia Hook.** Bei *G. setifolia* Hook. hängt die leuchtend rotbraune, beidendig stark zugespitzte Frucht an 4 bis zu 2 cm langen Filamenten, die mit denen der ebenfalls tetrandrischen männlichen Blüte verflochten sind.

1) Die Angaben C. B. Clarkes (in Kew Bull. Add. ser. VIII., p. 127), wonach *G. setifolia* Hook., *G. rigida* Kirk, *G. pauciflora* Kirk, *G. xanthocarpa* Hook. und *G. robusta* Kirk einblütig seien ('Spiculae praecipue 1-florae') stehen weder im Einklang mit den Beschreibungen, noch decken sie sich mit den Untersuchungsbefunden des Verfassers.

f) ***Gahnia Sieberi* Bcklr.** Bei *G. Sieberi* Bcklr. wickeln sich die sehr dünnen Filamente ($\sigma = 3$, $\text{♂} = 4$) häufig auch um die stark verlängerten Spitzen der äußeren Spelzen.

g) ***Gahnia xanthocarpa* Hook.** zeigt den Flechtmechanismus in besonders deutlicher Weise. Die rotbraunen bis rostfarbenen, gegen 3,5 cm langen Filamente (meist in beiden Blüten vier) bilden ein dichtes, wollig verfilztes Flechtwerk, aus dem die zuerst gelblichen, später schwarzen Früchte hervorleuchten (Fig. 9).

III. Der Klebmechanismus.

Die Filamente sind entweder unter sich verklebt (1) oder haften an der Oberfläche einer Spelze (2).

1.

Im ersten Falle handelt es sich durchweg um zweiblütige Formen, bei denen die Filamente der männlichen Blüten mit denen der zwittrigen gegen die apikalen Enden zu verklebt sind (Fig. 10). Solange die Filamente noch Antheren tragen, ist ein Verkleben in der Regel noch nicht festzustellen. (*G. erythrocarpa* R. Br. macht zuweilen eine Ausnahme.) Nach dem Abwerfen der Antheren aber wachsen die Staubfäden bis auf das Doppelte ihrer ursprünglichen Länge an und während dieser Verlängerung scheint sich der Vorgang des Verklebens abzuspielen. Woher der Klebstoff stammt, konnte nicht festgestellt werden und wird sich wohl auch nur an lebendem Material ermitteln lassen. Irgendwelche Drüsen an den Filamenten selbst sind nicht wahrzunehmen. Mit den drüsigen Gebilden der Narbenäste jedoch kann die Erscheinung deshalb nicht in Zusammenhang gebracht werden, weil die Antheren der häufig früher reifen männlichen Blüte ganz oder teilweise zu einer Zeit kleben, wo das Pistill noch — völlig unentwickelt — von den Antheren der Zwitterblüte eingeschlossen ist, folglich damit gar nicht in Berührung kommt. Möglicherweise produzieren die Filamente im Innern ihrer Zellen irgendein klebriges Sekret, das dann später nach außen dringt. Jedenfalls zeigen die verklebten Teile



Fig. 10. Klebmechanismus bei *Gahnia Clarkei* n. sp. Die Filamente der Zwitterblüte und die der männlichen Blüte verkleben während der Frucht-reife an ihren freien Enden miteinander, so daß später die Frucht an ihnen aufgehängt bleibt. (Vierfach vergr.)

stellenweise ein degeneriertes Aussehen. In jüngeren Stadien findet man sie oft mit Pollenkörnern behaftet, in älteren mit Pilzsporen überwuchert. Bemerkenswert ist, daß das Verkleben der Filamente dadurch erleichtert wird, daß die Stamina der Zwitterblüte alle oder doch zum größten Teil nur an einer Seite der Frucht nebeneinander stehen.

a) **Gahnia erythrocarpa R. Br.** Fast stets entwickelt sich hier die männliche Blüte zuerst, so daß deren (vier) Filamente meist schon — und zwar oft der ganzen Länge nach — miteinander verklebt sind, wenn sich die (sechs) Staubblätter der Zwitterblüte noch im Zustande der Anthese befinden. Letztere verkleben dann später unter sich und mit den älteren Filamenten der männlichen Blüte, so daß meist alle zehn gegen 7 cm langen Filamente miteinander verklebt sind und so einen festen Halt für die schmutzig-gelbe bis rötlich-braune Frucht geben; selten bleibt eines frei.

b) **Gahnia tetragonocarpa Bcklr.** Häufig sind bei *G. tetragonocarpa* Bcklr. die jugendlichen Filamente (in der Zwitterblüte drei bis sechs, in der männlichen drei bis vier) im Zustande der Anthese gekrümmt und strecken sich erst später gerade. Die männliche Blüte entwickelt sich zuerst. Zuweilen verkleben auch einzelne Filamente der Zwitterblüte unter sich, ohne mit denen der männlichen Blüte in Zusammenhang zu treten, und umgekehrt. So trifft man u. a. von vier inneren (= der zwittrigen Blüte zugehörigen) Filamenten drei untereinander, eines mit drei äußeren (= mit dreien der männlichen Blüte) verklebt, während das vierte äußere frei steht, — von fünf Filamenten der Zwitterblüte zwei (die anderen drei sind einzeln) mit zweien der männlichen verklebt, von denen zwei ebenfalls frei stehen —, von drei inneren Filamenten nur eines an die unter sich zusammenhängenden vier äußeren Filamente geheftet, die übrigen zwei frei. Die im unreifen Zustande strohgelbe, später braune bis rote, unregelmäßig vierseitige Frucht ist deutlich zwischen den hellbraunen Spelzen sichtbar.

c) **Gahnia Clarkei n. sp.** (Abb. 10) unterscheidet sich, was die Infloreszenzverhältnisse betrifft, von *G. tetragonocarpa* Bcklr. durch die größere Zahl der Schuppen und eine kleinere Gestalt der leuchtend roten Früchte. Die Filamente sind so kurz, daß sie auch bei heraushängenden Nüssen kaum zu erkennen sind.

d) **Gahnia Baniensis n. sp.** zeichnet sich unter den zweiblütigen Formen mit Klebmechanismus durch die kleinste Zahl von Staubblättern aus (innen drei, außen zwei bis drei). Die scharf dreikantigen Früchte erinnern an *G. javanica* Mor.

2.

Die zweite Art des Klebmechanismus fand der Verfasser nur bei einer einzigen Art verkörpert, nämlich bei

***Gahnia trifida* Lab.** Die Ährchen sind gewöhnlich einblütig. Die Zahl der Filamente schwankt zwischen drei und sechs. Die relativ kleine, eirunde, zuerst graue, später schwarz glänzende Frucht fällt gewöhnlich ohne weiteres aus den Spelzen. Manchmal aber trifft man sie zwischen den Spelzen schwebend, sei es, daß die Filamente während des Herausfallens der Frucht daran hängen blieben, sei es, daß ein Filament an der Innen- bzw. Außenseite einer Spelze klebt. Die Festigkeit, mit der das Ende des Filaments an der Spelze haftet, ist wesentlich geringer als das Haftvermögen zwischen zwei Filamenten bei einer zur ersten Gruppe der Klebmechanismen gehörigen Art.

IV. Der Spreizmechanismus.

Besonders hart und widerstandsfähig sind die Filamente bei den Formen, die den Spreizmechanismus darstellen. Die Filamente des einblütigen Ährchens spreizen sich hier während des Ablösens und Herausfallens der Frucht aus den Ährchen oder nach diesem Vorgange auseinander und bleiben dann zwischen den einzelnen Spelzen hängen.

a) ***Gahnia Beecheyi* Mann.** Die matten, blaßgelben bis strohfarbenen Früchte heben sich deutlich von dem dunkelbraunen Untergrund der Ährchen ab. Sie hängen an drei bis fünf gewundenen Filamenten, an denen sich zuweilen noch die Antheren befinden. (Diese sind demnach wohl auch in der Lage persistenten Charakter anzunehmen.) Analog liegen die Verhältnisse bei

b) ***Gahnia Mannii* Hillebr.,** das sonst u. a. durch seine leuchtend schwarz-roten Früchte und eine etwas niedrigere Spelzenzahl von *G. Beecheyi* Mann unterschieden werden kann.

C. Die Bedeutung der Befestigungsmechanismen.

Über die biologische Bedeutung der vorstehend beschriebenen Befestigungsmechanismen lassen sich die verschiedensten Mutmaßungen anstellen.

Man könnte zunächst daran denken, daß die Filamente als Flugorgane dienten, also eine ähnliche Rolle spielten wie etwa bei *Leucadendron argenteum* R. Br. der aus vier Perianthblättern und dem Griffel bestehende Flugapparat oder bei diversen Cyperaceen die Perianthborsten. Bei *Scirpus Eriophorum* Michx. z. B. sind die sechs miteinander verkräuselten, flaumigen Perianthborsten sehr wohl dazu geeignet, die Frucht

bei ihrem Fluge durch die Luft zu tragen. Ähnliche Verhältnisse finden sich bei *Scirpus Longii* Fernand oder bei *Eriophorum comosum* Nees. Bei *Trichophorum alpinum* L. verlängern sich die Perianthborsten während der Fruchtreife bis zu einer Länge von 2 cm, ähnlich wie die Filamente der *Gahnia*-formen mit Flechtmechanismus. Sie verfilzen sich dann auch und dienen ohne Zweifel der Verbreitung durch den Wind. Bei den *Gahnien* aber liegen die Dinge so, daß bei Typen mit gut ausgebildeten Filamenten die Frucht viel zu schwer oder zu stark an der Infloreszenz befestigt ist, als daß sie überhaupt vom Winde fortgetragen werden könnte, während umgekehrt die Formen mit leicht ablösbaren Früchten nur kümmerlich entwickelte Filamente haben (*G. trifida* Lab.). Die in 'The Gardener's Chronicle'¹⁾ vertretene Ansicht, die Filamente würden bei *Gahnia* als Flugapparat dienen, wird daher bereits von H. N. Ridley²⁾ abgelehnt.

'The Gardener's Chronicle' spricht außerdem davon, daß das Zurückhalten der Früchte mittels der Filamente dazu dienen könne, ein vollständigeres Ausreifen vor dem Abfallen zu gestatten. Diese Möglichkeit scheidet aber schon deshalb aus, weil auch die reifsten Früchte sich von selbst nicht von den Filamenten lösen (Fig. 11). Vielmehr ertragen sie noch eine erhebliche Belastung, ehe sie zu Boden fallen. Bei *G. aspera* z. B. beträgt das Gewicht der Frucht etwa 40 mg; ein Filament hat demnach eine Last von 8—10 mg zu tragen. Beschwert man nun die an einem einzigen Filament hängende Frucht, so kann man sie um das Hundertfache ihres eigenen Gewichtes belasten, ehe sie vom Staubfaden abreißt. Von der Kraft, mit der die Filamente in den Spelzenspitzen eingeklemmt sind, bekommt man eine Vorstellung, wenn man beobachtet, daß bei *G. aspera* Spreng. ein Filament eine Belastung von 4450 mg verträgt, ehe es sich aus der Spelzenspitze löst. An ein 5 cm langes Filament von *G. procera* Forst. aber kann man ein Gewichtstück von 7,35 g — da das 20 mg schwere Korn gewöhnlich von fünf Filamenten getragen wird, bedeutet dies eine die normale Beanspruchung um mehr als das 1800fache übertreffende Belastung — anhängen, ohne daß der Faden reißt.

Auch die Erklärung, die Filamente möchten die Früchte nur in Trockenzeiten über dem Erdboden halten, bei feuchtem Wetter aber

1) The Gardener's Chronicle, 13. Dec. 1873, S. 1668.

2) H. N. Ridley, The dispersal of plants throughout the world, Ashford (Kent), 1930, p. 117. Die in 'The Gardener's Chronicle' gezeichnete wie die bei H. N. Ridley daraus kopierte Skizze von *G. xanthocarpa* Hook. (dort irrtümlich *G. xanthophylla* genannt) läßt durchaus nicht erkennen, wie man sich das Aufhängen der Frucht an den Filamenten vorzustellen hat.

würden sie sich ihrer hygroskopischen Natur zufolge voneinander bzw. von den Spelzen lösen und so dafür Sorge tragen, daß die Früchte erst auf den Boden gelangen, wenn sie entsprechende Keimungsbedingungen vorfinden, erwies sich als unzutreffend. Selbst nach stundenlangem Aufenthalt in kochendem Wasser lösten sich weder die in den Spelzen eingeklemmten Filamente aus ihrer Umklammerung noch die verklebten Filamente voneinander. Von einer mit Dutzenden von Früchten behangenen *G. procera*-Rispe fiel sogar nach viertägigem Aufenthalt in einem Raum mit sehr hoher Luftfeuchtigkeit nicht ein einziges Korn ab. Bei Formen, die Sumpfgebiete bewohnen, wäre mit dieser Deutung ohnehin von vornherein wenig anzufangen. Dazu kommt noch, daß die Pflanzen — soweit Beobachtungen darüber vorliegen¹⁾ — im allgemeinen nicht sehr dicht gedrängt wachsen, was aber der Fall sein müßte, wenn die obige Erklärung zutreffen sollte.

Nach der Ansicht des Verfassers ist auch der von H. N. Ridley eingenommene Standpunkt, die Filamente hätten den Zweck, die Früchte durch ihr postflorales Wachstum an die Außenseite der Rispe zu bringen, um sie dem Winde auszusetzen und so zu verhindern, daß alle Früchte zusammen abfallen, nicht haltbar. Denn ganz abgesehen davon, daß es eine Reihe von Formen gibt, bei denen sich die Staubfäden nicht oder nur sehr unwesentlich verlängern, so daß von einer Beförderung der Früchte an die Peripherie der Rispen nicht gut die Rede sein kann, hängen die Nüsse — jedenfalls,



Fig. 11. *Gahnia pauciflora* Kirk. Die Abbildung mag eine Vorstellung davon geben, wie stark die Filamente an der Fruchtbasis angewachsen bzw. untereinander verflochten sind. (Natürl. Größe.)

1) Diesbezügliche Mitteilungen verdankt der Verf. Herrn A. Meebold.

soweit sie nach dem Klemm-, Flecht- oder Klebmechanismus befestigt sind — derart stark an den Filamenten bzw. Spelzen, daß ein Ablösen durch den Wind wohl höchstens bei völlig freistehenden Pflanzen in Frage käme.

Am glaubwürdigsten erscheint die Deutung, die Befestigungsmechanismen zielten auf Vogelverbreitung ab. Schon J. J. Labillardière spricht davon, daß die *G. psittacorum*-Früchte von Papageien gefressen würden¹⁾. Bei H. N. Ridley findet sich eine Notiz, wonach die Früchte von *G. javanica* (nach Jacobson) dem Sperlingsvogel *Pycnonotus bimaculatus*, einem Bergvogel auf Java und Sumatra, zur Nahrung dienen²⁾. Unter diesem Gesichtswinkel wird es auch verständlich, daß sich die Früchte meist durch leuchtende, gegen den Hintergrund kontrastierende Farben und einen spiegelnden Glanz auszeichnen. Außerdem besitzen sie ein ungewöhnlich dickes Perikarp. Solche Körner, die unzerkleinert vom Vogel aufgenommen werden, dürften daher den Verdauungstraktus des Tieres passieren, ohne dabei von den Darmsäften so sehr angegriffen zu werden, daß sie dabei an ihrer Keimfähigkeit Einbuße erlitten.

D. Schlußwort.

Man kann wohl behaupten, daß die geschilderten Mechanismen — das auf ganz verschiedene Weise bedingte Exponieren von Früchten an den Achsen des Fruchtstandes — mit zu den sonderbarsten Erscheinungen gehören, die sich bei den Früchten höherer Pflanzen finden.

Die Systematik der Gattung *Gahnia* Forst., die einer Neubearbeitung bedarf, soll an anderer Stelle behandelt werden; dort wird auch eine Beschreibung der in der vorliegenden Arbeit genannten zwei neuen Arten erfolgen.

Durchgeführt wurde die vorliegende Arbeit im Botanischen Museum München, wo dem Verfasser Material³⁾ aus dem Staatsherbarium München, der Universität und dem Naturhistorischen Museum Wien, den Herbarien zu Berlin, Kopenhagen, Stockholm, Kew (Surrey), Brisbane (Queensland), Wellington (New Zealand) und Honolulu (Hawaii) zur Verfügung standen, ergänzt im Britischen Museum (Natural History) London, in den Royal Botanic Gardens Kew (Surrey) und im Muséum National d'Histoire (Botanique) Paris. Den Direktionen der genannten Institute ist der Verfasser zu Dank verpflichtet. Ganz besonderen Dank aber schuldet er Herrn Prof. Dr. K. Suessenguth, von dem die Anregung zur Ausführung der Arbeit ausging.

1) '*psittacis gratissima*', J. J. Labillardière, *Novae Hollandiae Plantarum Specimen*, I. Paris, 1804, p. 89. — F. M. Bailey (A synopsis of the Queensland Flora. Brisbane, 1883, p. 612) leitet den Speciesnamen allerdings von der papageienähnlichen Farbe der Früchte her.

2) H. N. Ridley, l. c. 1930, p. 482.

3) In europäischen und nordamerikanischen botanischen Gärten finden sich *Gahnien* nicht in Kultur. Die Versuche, im Botanischen Garten München Früchte zum Keimen zu bringen, sind bisher gescheitert; sie werden aber fortgesetzt.

Über das Einrollen der Blätter bei Farnen und Blütenpflanzen.

Von **Heinrich Walter** und **Gretel Bauer**.

(Aus dem Botanischen Institut der Technischen Hochschule Stuttgart.)

Mit 11 Abbildungen im Text.

I. Einleitung.

Bei der Untersuchung der ökologischen Verhältnisse von poikilohydrn Farnen, die völliges Austrocknen vertragen, wurden auch der Mechanismus des Einrollens und die dabei eintretenden Dimensionsänderungen der einzelnen Gewebe von G. Bauer genauer bestimmt. Daraus ergab sich die Notwendigkeit, zu den Ansichten Stellung zu nehmen, die bisher über die Ursachen dieses Einrollens geäußert worden sind. Über die entsprechenden Versuche sei hier in Kürze berichtet.

Die Bewegungen der Roll- und Faltblätter einiger Dünengräser wurden von Steinbrinck (1908) eingehend untersucht. Er kommt zu dem Resultat, daß es sich um einen Kohäsionsmechanismus handelt. Zu demselben Ergebnis gelangt W. Schmidt (1910) in bezug auf die Farnblätter. Die Verhältnisse bei *Ceterach officinarum* werden von ihm eingehend besprochen und die älteren Ansichten von Borzi (1888) widerlegt. Er weist auch insbesondere auf die antagonistische Wirkung des Palisaden- und Schwammparenchyms hin. Ersteres muß sich bei der Kohäsionsschrumpfung in der Querrichtung des Blattes viel stärker zusammenziehen als letzteres und dadurch eine Einrollung des Blattrandes nach oben bewirken.

Mit dieser Ansicht scheint auf den ersten Blick das Verhalten der Blätter von verschiedenen *Rhododendron*-Arten unserer Gartenanlagen nicht vereinbar. Obgleich ihr Blattgewebe eine sehr deutliche Differenzierung in Palisaden- und Schwammparenchym aufweist, rollen sich die Blätter bei starkem Frost, aber auch beim Austrocknen in genau umgekehrter Richtung zusammen, d. h. nach unten. Allerdings ist bisher noch nicht der Nachweis erbracht worden, daß es sich auch in diesem Falle um denselben Kohäsionsmechanismus handelt. Hannig (1908) sieht die Hauptursache des Einrollens in der bei Eisbildung eintretenden

Entquellung der Zellwände, die eine stärkere Kontraktion des lockeren Schwammparenchyms im Vergleich zum Palisadenparenchym nach sich zieht. Dadurch soll die Blattunterseite konkav werden. Er macht jedoch selbst darauf aufmerksam, daß es dann unverständlich bleibt, warum bei anderen *Rhododendron*-Arten oder bei *Aucuba* und *Daphne Laureola* keine Einkrümmung eintritt. Auch Fukuda (1932), der ohne Kenntnis der anderen Arbeiten den Rollmechanismus bei *Rhododendron micranthum* untersucht, weist nur darauf hin, daß das Palisadenparenchym fest, während das Schwammparenchym locker ist und deswegen bei Wasserverlust sich stärker zusammenziehen muß. Diese Ansicht wäre nur dann verständlich, wenn das Blatt durch eine äußere in der Richtung der Blattfläche wirkende Kraft zusammengepreßt würde; sollte aber auch in diesem Falle die Kohäsion eine Rolle spielen, so kann die von Hannig und Fukuda gegebene Erklärung nicht richtig sein.

Wenn ein Kohäsionsmechanismus wirksam ist, so ziehen sich die Zelllumina zusammen und nicht die Interzellularen. Im Gegenteil, letztere werden sich oft sogar vergrößern. Infolgedessen muß ein Gewebe, das aus lückenlos aneinanderstoßenden Zellen besteht, stärker schrumpfen als ein sehr lockeres und an Interzellularen reiches. Dabei wird die Form der Zellen meistens auch die Richtung der größten Schrumpfung bestimmen. Die schematische Fig. 1 soll das erläutern.

Auf dieser Abbildung sind die Formänderungen angegeben, die die Zellen beim Austrocknen annehmen würden, wenn sie in keiner Richtung an der Verkürzung durch andere Gewebe verhindert sind. Unter A ist schematisch die Form in wassergesättigtem Zustande, unter B in stark geschrumpftem Zustande eingezeichnet, wobei das Volumen sich auf $\frac{1}{4}$ oder noch weniger verkleinert hat. Durch die Pfeile wird die dabei eintretende Verkürzung in zwei Richtungen angegeben.

Bei dicht aneinanderstoßenden palisadenförmigen Zellen (I) wird beim Schrumpfen die Länge der Zellen mehr oder weniger unverändert bleiben, die Breite aber sich stark verringern. II gibt die Verkürzung von viereckigen, nur kleine Interzellularen an den Ecken aufweisenden Zellen wieder. Sie wird in beiden Richtungen gleich sein. Die an die Interzellularen grenzenden Wände werden sich nach innen wölben, die anderen sich in irgendeiner Art falten. Etwa in derselben Weise müssen sich die Palisadenzellen verändern, wenn man sie von der Blattfläche aus betrachtet. Im Gewebeverband eines Blattes wird bei ihnen die Verkürzung in der Längsrichtung meistens verhindert werden und diejenige in der Querrichtung dann um so stärker sein. III und IV geben die Verhältnisse bei einem lockeren, schwammparenchymähnlichen Ge-

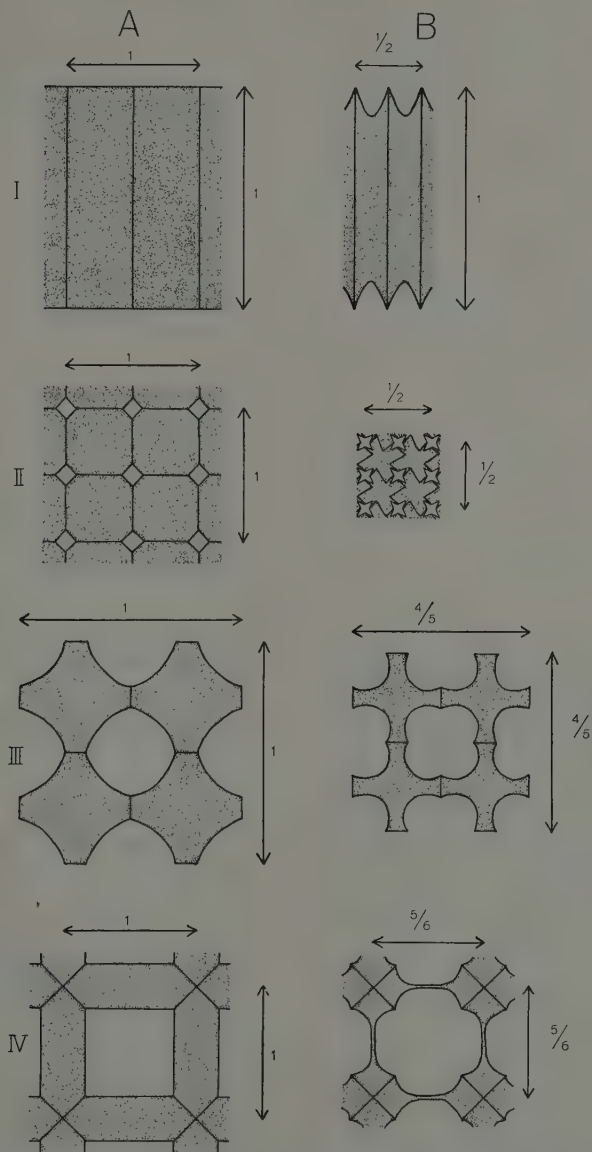


Fig. 1. Schematische Darstellung der Dimensionsänderungen von verschiedenen Zellen beim Schrumpfen (nähere Erläuterungen im Text).

webe wieder. Selbst bei sehr starker Verkleinerung des Zellumens wird die Verkürzung des Gewebes in den verschiedenen Richtungen relativ gering sein. Es werden sich beim Schrumpfen vor allen Dingen die an die Interzellularen angrenzenden Wände einstülpen. Die Interzellularräume können sich dabei vergrößern. Denkt man sich die Zellschichten I und III in einem Organ vereinigt, so wird der zwischen dem Palisaden- und Schwammparenchym beim Austrocknen sich bemerkbar machende Antagonismus einem ohne weiteres klar.

Bei einem normalen dorsiventralen Blatt mit nicht verdickten Epidermiszellen ist deshalb beim Austrocknen und beim Eintreten eines Kohäsionszuges in den Zellen eine Krümmung zu erwarten, bei der die Oberseite konkav und die Unterseite konvex wird. Daß diese Krümmung um eine Achse parallel zur Längsrichtung des Blattes und nicht zur

Querrichtung eintritt, ist durch den Verlauf der Nerven leicht zu verstehen. Je nachdem, ob der Antagonismus des Palisaden- und Schwammparenchyms mehr oder weniger ausgeprägt ist, wird auch die Einrollung stärker oder schwächer sein. Man kann diese Verhältnisse im Herbst an den meisten abgefallenen und austrocknenden Blättern beobachten. Bei Dürreschäden in heißen Sommern tritt diese Einkrümmung zuweilen selbst noch vor dem Ablösen vom Baume ein. Als Beispiel seien folgende Arten genannt: Roßkastanie, Rotbuche, Birke, Pappel, Flieder, Holunder usw.

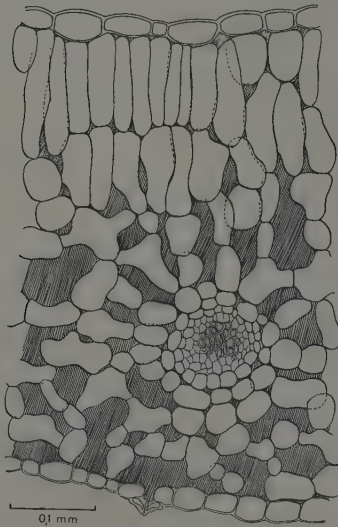


Fig. 2. Blattquerschnitt von *Ceterach officinarum* (die Schuppen auf der Blattunterseite sind nicht eingezeichnet).

2. Einrollen der Blätter poikilohydrer Farne.

Betrachtet man den Blattquerschnitt von *Ceterach officinarum*, dessen Blätter sich besonders stark einrollen, so sieht man ohne weiteres, daß der Antagonismus zwischen Palisaden- und Schwammparenchym zu einer stärkeren Verkürzung der Blattoberseite beim Austrocknen führen muß, sobald die Zellen unter der Einwirkung eines Kohäsionszuges zu schrumpfen beginnen (Fig. 2).

Der Antagonismus wird hier noch dadurch verstärkt, daß die Palisaden, wie schon Schmidt richtig bemerkt hat, in der Längsrichtung durch Wandverdickungen ausgesteift sind. Schneidet man die Palisaden quer, so erscheinen die Interzellularen zwischen ihnen als Zwickel. Dort aber, wo zwei Nachbarzellen unmittelbar aneinanderstoßen, sind die Wände stark verdickt und mit Tüpfeln versehen (Fig. 3). Dadurch wird eine Verkürzung der Palisaden in der Längsrichtung fast ganz verhindert und das Einrollen des Blattes verstärkt.

Nach Borzi sollte die Einrollung durch die Kontraktion der Epidermis der Oberseite und die Ausdehnung des lockeren Schwammparenchyms zustande kommen. Aber davon kann nicht die Rede sein. Schon Schmidt hat gezeigt, ohne aber genauere Zahlen anzugeben, daß das gesamte Blatt schrumpft. Um das Ausmaß der Verkürzung der verschiedenen Blattseiten und Gewebearten beim Austrocknen genauer festzustellen, wurden von uns eingerollte, trockene Blätter in Paraffin eingebettet und geschnitten. Die Querschnitte wurden zunächst in Nelkenöl mit dem Zeichenapparat gezeichnet, dann über Alkohol in Wasser übertragen, wobei sie sich aufrollten, und darauf nochmals gezeichnet. Die Dimensionsänderungen der Blattoberseite und -unterseite wurden ausgemessen und ergaben folgende Zahlen:

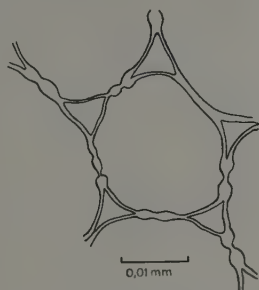


Fig. 3. Palisadenzelle von *Ceterach* im Querschnitt mit den eigenartigen Wandverdickungen.

Tabelle I.

Ceterach officinarum, Dimensionsänderungen der Blattseiten.

		in Wasser	ausgetrocknet	Verkürzung
Blatt 1	{Oberseite	5,34 mm	2,67 mm	50,00 %
	{Unterseite	5,66 "	4,28 "	24,38 %
Blatt 2	{Oberseite	5,16 "	2,69 "	47,87 %
	{Unterseite	5,68 "	4,37 "	23,06 %
Blatt 3	{Oberseite	5,06 "	2,71 "	46,44 %
	{Unterseite	5,87 "	4,43 "	24,51 %
Blatt 4	{Oberseite	5,24 "	2,70 "	48,47 %
	{Unterseite	5,74 "	3,90 "	32,05 %
Blatt 5	{Oberseite	3,68 "	2,05 "	44,90 %
	{Unterseite	3,96 "	3,02 "	23,73 %

Wie man aus den Zahlen sieht, bleiben die Schnitte in Wasser noch etwas gekrümmt (Oberseite kürzer als die Unterseite). Schmidt

dürfte wohl recht haben, wenn er annimmt, daß zur völligen Streckung die Zellen turgeszent sein müssen.

Bei unseren Versuchen verkürzte sich die Oberseite im trockenen Zustande im Mittel um fast die Hälfte und die Unterseite um ein Viertel ihrer Länge. Auch die Dicke des Blattes nahm um etwa 17 % ab. An der Verkürzung in dieser Richtung, senkrecht zur Blattfläche, beteiligten sich aber die einzelnen Zellschichten, wie Tab. II zeigt, in ganz verschiedenem Maße. Während die Länge der Palisadenzellen, wie zu erwarten war, nur wenig abnahm, schrumpfte das Schwammparenchym in dieser Richtung besonders stark. Die unteren Epidermiszellen wurden flacher, dagegen nahmen die Zellen der oberen Epidermis an Dicke zu.

Tabelle II.

Dimensionsänderung der einzelnen Zellschichten in der Richtung senkrecht zur Blattfläche.

	in Wasser	ausgetrocknet	Änderung
Obere Epidermis	35 Skalent.	45 Skt.	+ 22,2 %
1. Palisade	120 "	110 "	— 8,33 %
2. "	105 "	100 "	— 4,76 %
Schwammparenchym	140 "	100 "	— 28,57 %
Untere Epidermis	35 "	30 "	— 14 %

Betrachtet man das Verhalten der einzelnen Zellen genauer, so sieht man, wie die Zellen der oberen Epidermis passiv zusammengeschoben werden. In der Flächenansicht erscheinen sie im trockenen Zustande kleiner

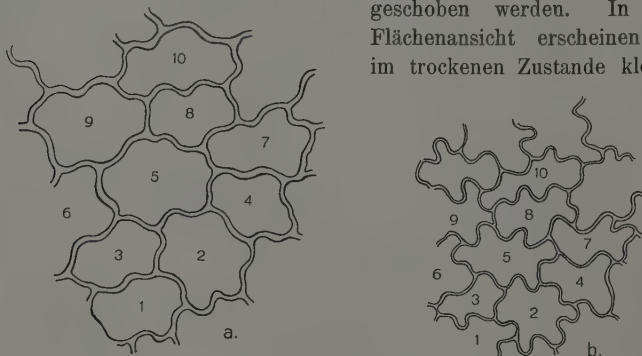


Fig. 4. Epidermis von *Ceterach* (Flächenansicht): a in Wasser, b ausgetrocknet. Die Zahlen bezeichnen dieselben Zellen.

und stärker gewellt, im Querschnitt stülpen sich die Zellen hauptsächlich nach oben aus (Fig. 4a und b, Fig. 5). Beim Palisaden- und

Schwammparenchym lassen sich einzelne Zellen im Wasser und im trockenen Zustande schwer wiedererkennen.

Damit dürfte einwandfrei erwiesen sein, daß es sich bei *Ceterach* um einen Kohäsionsmechanismus handelt. Die Verkürzungen der einzelnen Zellschichten sind viel zu groß, als daß eine Entquellung der Membran eine nennenswerte Rolle spielen könnte.

Dieses Einrollen ist die direkte Folge des Wasserverlustes. Wenn die Krümmung beendet ist, dann ist das Blatt zugleich auch fast lufttrocken. Es ist deshalb ganz unverständlich, wenn man im Einrollen der Blätter eine nützliche Anpassung sehen will, die für die Pflanze einen Transpirationsschutz bedeuten soll. Adamović hält noch 1929 an dieser Ansicht fest.

Daß das Einrollen der Blätter für die poikilohydrn Farne eine bedeutungslose Erscheinung ist, erkennt man am besten daran, daß unter den verschiedenen Vertretern dieser Gruppe in der Arizona-Wüste (vgl. Walter 1931) sowohl solche vorhanden sind, die die Blätter beim Austrocknen nach oben oder unten einrollen, als auch solche, deren Blätter fast keine derartige Bewegung ausführen. Die letzteren sind sogar in der Überzahl und zu ihnen gehört auch der gegen Austrocknen widerstandsfähigste Farn, *Notholaena sinuata* var. *integerrima*. Es hängt eben ganz vom Bau des Blattes ab, ob bei der Schrumpfelung der Zellen eine Krümmung zustande kommen kann oder nicht. Oft wird letztere durch eine zu starke Verdickung der Epidermiswände verhindert.

Eine sehr starke Einrollung des Blattes nach oben wird z. B. noch bei *Notholaena Hookeri* beobachtet. Der Blattquerschnitt dieser Art (Fig. 6) zeigt zwar ebenfalls eine deutliche Differenzierung des Mesophylls in Palisaden- und Schwammparenchym, aber die Palisaden

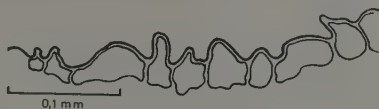


Fig. 5. Obere Epidermis von *Ceterach* im ausgetrockneten Zustande (Blattquerschnitt).

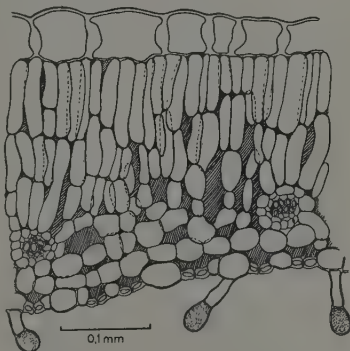


Fig. 6. Blattquerschnitt von *Notholaena Hookeri*. Die Blattunterseite ist von einem gelben, kristallinen, wachsartigen Sekret bedeckt (nicht eingezeichnet), das von Drüsenhaaren abgeschieden wird.

sind von größeren Interzellularen umgeben, so daß der Antagonismus dieser Gewebe sich wohl weniger bemerkbar macht. Vielmehr müssen wir als besonders wichtig für das Zustandekommen des Kohäsionsmechanismus in diesem Falle noch den Bau der oberen Epidermis betrachten. Die Epidermiszellen sind sehr großlumig und besitzen merkwürdig verdickte Radialwände, bei denen die größte Dicke in der Mitte erreicht wird. Untersucht man nun Querschnitte von ausgetrockneten

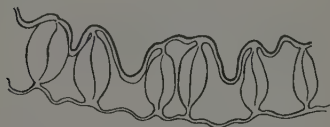


Fig. 7. Obere Epidermis von *Notholaena Hookeri* im ausgetrockneten Zustande (Blattquerschnitt).

Blättern, so kann man bemerken, wie bei deren Epidermiszellen die Außenwände besonders stark eingestülpt sind (Fig. 7), ähnlich wie

bei einem Farnannulus. Dadurch muß eine Krümmung des ganzen Blattes eintreten, bei der die Oberseite konkav wird. Diese Krümmung wird außerdem durch den Antagonismus der Palisaden zu dem Schwammparenchym zum Teil eine Unterstützung erfahren.

Einen ähnlichen Bau beschreibt Nawaschin (1897) für die äußere Zellschicht der *Sphagnum*-Kapsel und Guttentberg (1926) sieht in ihm den wirksamen Kohäsionsmechanismus, der beim Eintrocknen das Aufspringen des Deckels bewirkt.

Wie bei *Ceterach*, so wurde auch bei *Notholaena Hookeri* das Ausmaß der Verkürzung von Blattober- und -unterseite gemessen. Es war bei den einzelnen Blättern nicht immer ganz gleich, betrug aber bei der Blattoberseite im Mittel nicht ganz 28% und bei der Blattunterseite etwas über 15%. Auch hier blieben die Schnitte nach Überführung in Wasser noch leicht gekrümmt (vgl. Tabelle III).

Tabelle III.

Notholaena Hookeri. Dimensionsänderungen der Blattseiten.

		in Wasser	ausgetrocknet	Verkürzung
Blatt 1	{Oberseite	5,13 mm	3,80 mm	25,92 %
	{Unterseite	5,40 "	4,81 "	10,93 %
Blatt 2	{Oberseite	3,25 "	2,20 "	32,38 %
	{Unterseite	3,30 "	2,78 "	20,66 %
Blatt 3	{Oberseite	13,0 "	9,3 "	28,46 %
	{Unterseite	13,1 "	10,95 "	16,1 %
Blatt 4	{Oberseite	8,35 "	6,4 "	24,26 %
	{Unterseite	8,85 "	7,55 "	14,68 %

Ganz andere Verhältnisse finden wir bei *Pellaea mucronata*. Zwar zeigen auch hier die Epidermiszellen der Blattunterseite ähnliche Verdickungen der Radialwände wie die Zellen der oberen Epidermis bei

der vorher besprochenen Farnart, aber auch alle anderen Wände, sowohl der oberen als auch der unteren Epidermis, sind bei *Pellaea* so stark verdickt, daß eine Krümmung überhaupt nicht zustande kommen kann (Fig. 8). Nur eine Stelle bei den oberen Fiederblättern dieses Farnes macht eine Ausnahme. Das ist der auch im frischen Zustande nach unten umgeschlagene Blattrand.

An dieser Stelle sind die Wände der Epidermiszellen der Blattunterseite nicht verdickt (Fig. 9). Hier finden wir die meisten Spaltöffnungen und einige Drüsenhaare; hier werden auch die Sporangien ausgebildet.

Diese Epidermiszellen können beim Austrocknen schrumpfen, ebenso die Zellen des Mesophylls. Da aber die stark verdickte Epidermis der Oberseite auch an dieser Stelle einer Verkürzung stärksten Widerstand entgegensetzt, so muß beim Austrocknen eine Einkrümmung nach unten eintreten. Das Blatt rollt sich noch stärker ein.

Der Mechanismus ist etwa mit demjenigen einiger Steppengräser mit Rollblättern zu vergleichen. Allerdings spielt bei *Pellaea* vielleicht auch eine gewisse Entquellung

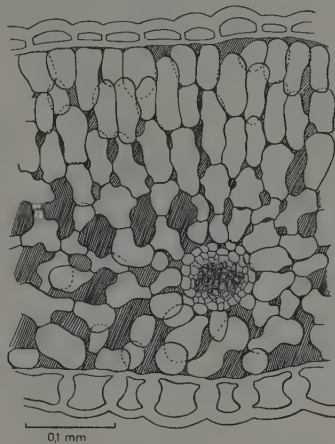


Fig. 8. Blattquerschnitt von *Pellaea mucronata*.



Fig. 9. Oberes Fiederblättchen (Querschnitt) von *Pellaea mucronata* mit eingerolltem Rande. Die untere Epidermis ist an der Krümmungsstelle dünnwandig.

der verdickten Membranen mit eine Rolle; denn sie verkürzen sich beim Austrocknen um etwa 14%. Die Hauptveränderung neben der oben erwähnten stärkeren Einrollung besteht aber in der Abnahme der Blattdicke auf etwa die Hälfte (Fig. 10a und b). Sie wird durch das Schrumpfen des Mesophylls und die Verkürzung der Zellen in der allein möglichen Richtung senkrecht zur Blattoberfläche bedingt.

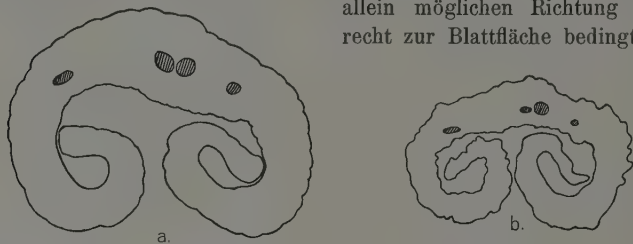


Fig. 10. Querschnitt eines ganzen Fiederblättchens von *Pellaea mucronata*: a im Wasser, b ausgetrocknet (bei derselben Vergrößerung gezeichnet).

Bei den unteren sterilen Fiederblättern ist die Epidermis der Blattunterseite auch am Rande verdickt. Infolgedessen tritt hier beim Austrocknen keine Einkrümmung der Blattoberfläche ein.

Der für *Pellaea mucronata* beschriebene Mechanismus ist für uns insofern besonders wichtig, als er den Schlüssel zum Verständnis der Einrollung von *Rhododendron*-Blättern bildet.

3. Einrollen der Blätter von *Rhododendron*-Arten.

Die durch Frost bedingte Einrollung der Blätter vieler *Rhododendron*-Arten ist die Folge der Eiskristallbildung in den Interzellularen und des dadurch bewirkten Wasserentzuges aus den Zellen. Die Einrollung tritt in ganz gleicher Weise auch beim Austrocknen der Blätter ein. Das hat bereits Hannig gezeigt. Daß es sich bei diesen Bewegungen um einen Kohäsionsmechanismus handelt, ist nach dem heutigen Stande unserer Kenntnis von vornherein anzunehmen.

Wie kann aber bei dieser Annahme die Einrollung der Blätter nach unten erklärt werden?

Da die *Rhododendron*-Arten ein sehr deutlich ausgebildetes, meistens auch mehrschichtiges Palisadenparenchym und ein sehr lockeres Schwammparenchym besitzen, so sollte beim Austrocknen oder bei Frost, wie wir bereits wissen, eigentlich eine Einkrümmung nach oben eintreten. Diese kann aber nicht zustande kommen, weil die im Gegensatz zu der unteren Epidermis sehr stark verdickte obere Epidermis eine Verkürzung der Blattoberseite verhindert. Infolgedessen wird ein Schrumpfen der Meso-

phylzellen in der Weise eintreten, daß nur die Blattunterseite sich verkürzt, was ein Einrollen nach unten nach sich zieht.

Ist unsere Annahme richtig, so muß das Einrollen nach unten unterbleiben, sobald wir das hauptsächlich durch die stark verdickte Außenmembran der oberen Epidermis gegebene Widerlager zerstören. Das geschah durch vorsichtiges Abreiben der Blattoberseite bei einer gut die Blätter einrollenden hybriden *Rhododendron*-Art mit Glaspapier. Durch Schnitte konnte man sich überzeugen, daß dabei tatsächlich die verdickte Außenwand entfernt wurde. Ließ man so vorbehandelte Blätter austrocknen, so rollten sie sich nicht mehr nach unten ein, sondern sie zeigten, wie man erwarten mußte, eine ganz schwache Krümmung nach oben. Daß letztere nicht stärker war, ist sicher darauf zurückzuführen, daß einzelne Palisadenzellen beim Abreiben auch verletzt wurden und deshalb für das Zustandekommen des Kohäsionszuges ausfielen.

Fukuda will seine Ansicht, daß die im Gegensatz zu den Palisaden stärkere Kontraktion des Schwammparenchyms für die Krümmung maßgebend ist, dadurch beweisen, daß er Blattquerschnitte in eine obere und untere Hälfte zerlegt. Wir haben dann auf den Schnithälften: 1. obere Epidermis mit Hypoderm und Palisadenparenchym, 2. Schwammparenchym mit unterer Epidermis.

Bei 1. wird eine starke Verkürzung der Schnitte durch die Außenwand der Epidermis verhindert; da aber die Palisadenzellen sich trotzdem etwas in der Querrichtung verkürzen, so wird eine Einkrümmung nach unten eintreten.

Bei 2. besteht das Gewebe nur aus relativ dünnwandigen Zellen. Sie werden beim Austrocknen stark schrumpfen, ohne daß eine bestimmte Krümmung eintritt. Daraus kann man aber nicht den Schluß ziehen, daß das Schwammparenchym der aktivere Teil des Blattgewebes ist.

Natürlich wird auch am intakten Blatt das Schwammparenchym sich in der Richtung parallel zur Blattoberfläche stärker verkürzen als das Palisadenparenchym, aber nur weil letzteres daran durch die obere Epidermis gehindert wird.

Die Dimensionsänderungen wurden nach der bei *Ceterach* beschriebenen Methode gemessen. Sie ergaben bei einem Blattquerschnitt, daß die Blattoberseite in Wasser eine Breite von 14,45 mm, im ausgetrockneten Zustande von 14,40 mm besaß. Die entsprechenden Zahlen betrugen für die Unterseite: in Wasser 12,23 mm, trocken 10,84 mm. Die Differenz zwischen wassergesättigtem und trockenem Zustande beträgt also für die Oberseite etwa 0,3%, was schon innerhalb des Meßfehlers liegt, für die Unterseite dagegen 11,8%.

Den besten Beweis für die Richtigkeit unserer Annahme bildet aber das Verhalten der einheimischen *Rhododendron*-Arten, das Hannig nicht zu erklären vermochte. Er gibt an, daß sowohl *Rhododendron hirsutum*, wie auch *Rh. ferrugineum* bei Frost ihre Blätter nicht einrollen. Das ist nicht ganz richtig. Nach einer mündlichen Mitteilung von Dr. P. Michaelis soll *Rh. ferrugineum* bei großer Kälte im Hochgebirge doch die Blätter einrollen, während es bei *Rh. hirsutum* niemals der Fall ist.

Es handelt sich dabei meist um ausgeaperte Pflanzen, die im Austrocknen begriffen sind, was durch die stark erhöhten osmotischen Werte bewiesen wird. Im Laboratorium durchgeführte Versuche zeigten auch, daß die Blätter von *Rh. ferrugineum* sich im Gegensatz zu denjenigen von *Rh. hirsutum* beim Austrocknen deutlich einrollen.

Dieses abweichende Verhalten wird sofort verständlich, wenn man sich die Blattquerschnitte dieser *Rhododendron*-Arten betrachtet (Abb. 11 a

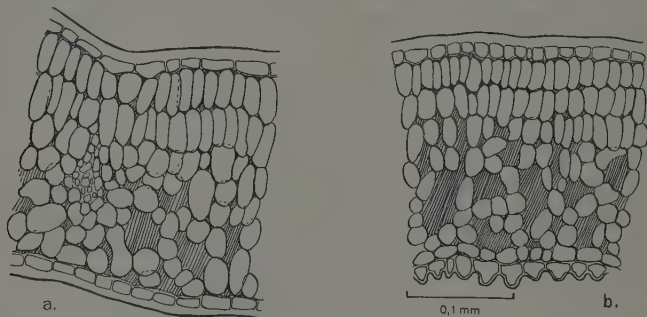


Fig. 11. Blattquerschnitte: a von *Rhododendron hirsutum*, b von *Rh. ferrugineum*.

und b). Bei *Rh. hirsutum* sind die Außenwände der Epidermiszellen sowohl auf der Blattoberseite als auch auf der Blattunterseite stark verdickt (Oberseite 12,43, Unterseite 9,72 Skalenteile). Ein Einrollen kommt deshalb hier ebensowenig in Frage wie bei *Pellaea mucronata* (die Randpartien ausgenommen).

Bei *Rh. ferrugineum* ist die Verdickung der Epidermisaußenwand auf der Oberseite genau so stark, auf der Unterseite aber nur etwa halb so stark wie bei der vorigen Art (Oberseite 12,4, Unterseite 4,9 Skalenteile). Dazu kommt, daß auf der Unterseite die Außenwand auf dem Querschnitt einen wellenförmigen Verlauf zeigt. Dadurch wird die Epidermis der Blattunterseite bei starker Schrumpfung des Mesophylls einer Verkürzung weniger Widerstand entgegensetzen und ein Einrollen des Blattes nach unten nicht verhindern.

4. Zusammenfassung.

Die angeführten Versuche haben gezeigt, daß das Einrollen der Blätter beim Austrocknen oder bei Frost auf der Kohäsionswirkung des Zellinhaltes bei Wasserverlust beruht.

Bei einem normal gebauten dorsiventralen Blatt mit nicht verdickten Epidermiswänden ist durch den Antagonismus des Palisaden- und Schwammparenchyms bei eintretendem Kohäsionszug eine Einrollung nach oben zu erwarten.

Ist nur die obere Epidermis allein sehr stark verdickt, wie bei vielen *Rhododendron*-Arten, so setzt sie der Verkürzung der Blattoberseite einen Widerstand entgegen. Die Schrumpfung der Mesophyllzellen wird dabei so vor sich gehen, daß vorwiegend die Blattunterseite sich verkürzt und das Blatt sich nach unten einrollt.

Sind die Epidermiszellen sowohl auf der Blattoberseite als auch auf der Blattunterseite stark verdickt, so wird eine Einkrümmung des Blattes überhaupt nicht eintreten können. Die Zellen des Mesophylls schrumpfen dann in der Weise, daß hauptsächlich die Blattdicke abnimmt, oder aber die Interzellularen vergrößern sich auf Kosten der Zellvolumina.

Eine Entquellung der Zellwände wird beim Austrocknen natürlich auch stets eintreten. Sie kann in einzelnen Fällen vielleicht die Krümmungen noch verstärken. Die großen beim Austrocknen der Blätter festgestellten Verkürzungen der einzelnen Blattseiten oder der Blattdicke sind aber stets auf das durch die Kohäsion bedingte Schrumpfen der Zellen zurückzuführen.

Eine Bedeutung als Anpassungserscheinung kommt dem Einrollen der Blätter bei Farnen und *Rhododendron*-Arten nicht zu.

Literaturverzeichnis.

- Adamović, W., Die Pflanzenwelt der Adrialänder. Jena 1929. — Borzi, A., Xerotropismo nelle felci. Nuovo Giorn. Botan. Ital. **20** (1888). — Fukuda, Y., Hygronastic curling and uncurling movement of the leaves of *Rhododendron micranthum*. Japanese Journal of Botany **6** (1932). — Guttenberg, Die Bewegungsgewebe. Handbuch der Pflanzenanatomie V. Berlin 1926. — Hannig, E., Über hygroskopische Bewegungen lebender Blätter bei Eintritt von Frost und Tauwetter. Ber. d. D. Bot. Ges. **26a**, 151 (1908). — Nawaschin, S., Über die Sporenausschleuderung bei den Torfmoosen. Flora **83** (1897). — Schmidt, W., Über den Einrollungsmechanismus einiger Farnblätter. Beih. z. Bot. Zentralbl. **26**, 476 (1910). — Steinbrinck, C., Über den Kohäsionsmechanismus der Roll- und Faltblätter von *Polytrichum commune* und einigen Dünengräsern. Ber. d. D. Bot. Ges. **26a**, 399 (1908). — Walter, H., Die Hydratur der Pflanze und ihre physiologisch-ökologische Bedeutung. Jena 1931.

Vergleichend-anatomische Untersuchungen in der Gattung *Mesembrianthemum* L.¹⁾

Von **Hans Reule** (Ulm a. D.).

(Aus dem Botanischen Institut in München-Nymphenburg.)

Mit 8 Tafeln im Text.

Einleitung.

Das Ziel vorliegender Arbeit ist, einen Überblick über die Strukturverhältnisse des Hautgewebes bei einigen Vertretern der Gattung *Mesembrianthemum* L. zu gewinnen.

Zur Untersuchung kamen 81 Arten, die mit wenigen Ausnahmen Herr Professor Dr. Fritz v. Wettstein 1930 aus Südafrika mitbrachte und die seither in den Gewächshäusern der Botanischen Anstalten Göttingen bzw. des Botanischen Instituts München-Nymphenburg in Kultur stehen.

In einem I. Abschnitt der Arbeit soll das untersuchte Material hinsichtlich seiner Hautgewebestruktur einer rein deskriptiven Betrachtung unterzogen werden. Dabei sei von physiologischen Spekulationen, die den Wasserhaushalt der Pflanze betreffen, vollständig abgesehen, wenn auch das untersuchte Material in hohem Maße hierzu Anregung geben würde; denn neuere Untersuchungen auf dem Gebiete des pflanzlichen Wasserhaushalts zeigen immer wieder, wie vorsichtig man sein muß, wenn man von anatomischen Befunden auf deren Beeinflussung physiologischer Vorgänge Schlüsse ziehen will.

Ein II. Abschnitt soll die Zusammenhänge aufzeigen, die bei den untersuchten Arten möglicherweise zwischen Bau der Epidermis einerseits und systematischer Stellung andererseits bestehen.

In einem III. Abschnitt sei gezeigt, ob bei den zur Untersuchung gekommenen Formen gewisse Übereinstimmungen zwischen Bau der Epidermis und Standortverhältnissen bestehen.

I. Abschnitt.

Das Material und die Befunde der anatomischen Untersuchung.

In den Kreis der Betrachtungen wurden folgende 81 Arten einbezogen:

Standorte:

Argyroderma Braunsii Schwant.
A. spec. „8“, der vorigen Art sehr
nahestehend

Van Rhynsdorp Division
Van Rhynsdorp Division

1) Erschienen als Dissertation der Philos. Fakultät, II. Sektion der Universität München.

	Standorte:
<i>A. testiculare</i> N. E. Br.	Van Rhynsdorp Division
<i>Bergeranthus multiceps</i> Schwant.	Uitenhage Division
<i>Carruanthus caninus</i> Schwant.	?
<i>Chasmatophyllum musculinum</i> Dtr. et Schwant.	?
<i>Cheiridopsis aspera</i> L. Bol.	Kl. Namaqualand, Springbok
" <i>candidissima</i> N. E. Br.	Kl. Namaqualand bis Rhynsdorp
" <i>Caroli Schmidtii</i> N. E. Br.	Südwestafrika, Umgebung von Aus
" <i>Meyeri</i> N. E. Br.	Kl. Namaqualand
" <i>Pillansii</i> L. Bol.	Kl. Namaqualand
" <i>rostrata</i> N. E. Br.	Namaqualand oder große Karroo
" spec. „M 11“	Kl. Karroo, Ladismith
" " „M 90“	Kl. Namaqualand
" " „16 M 110“	Kl. Namaqualand
" " „16 M 88“	Kl. Namaqualand
(<i>Ch. candidissima</i> sehr nahestehend)	
<i>Conophyllum Herrei</i>	Kl. Namaqualand
<i>Conophytum bilobum</i> N. E. Br.	Kl. Namaqualand
" <i>Braunsi</i> Schwant.	Van Rhynsdorp Division
" <i>longistylum</i> N. E. Br.	Kl. Namaqualand
" <i>Meyerae</i> Schwant.	Kl. Namaqualand
" <i>minutum</i> N. E. Br.	Van Rhynsdorp Division
" <i>Muiri</i>	Ladismith Division, kleine Karroo
" <i>mundum</i> N. E. Br.	Kl. Namaqualand
" <i>perpusillum</i> N. E. Br.	Kl. Namaqualand
" <i>ramosum</i>	Kl. Namaqualand
" <i>Taylorianum</i> Dtr. et Schwant.	Südwestafrika
" <i>Wettsteinii</i> N. E. Br.	Kl. Namaqualand
" <i>Wiggettae</i> N. E. Br.	Oudtshoorn Division, kl. Karroo
" spec. „Rhynsdorp“	Van Rhynsdorp Division
" " „Steinkopf“	Kl. Namaqualand
" " „16 M 45“	Kl. Namaqualand
<i>Corpuscularia Lehmannii</i> Schwant.	Zwartkopriver
<i>Cylindrophyllum calamiforme</i> Schwant.	Gr. Karroo
" <i>Comptonii</i>	?
<i>Dactylopsis digitata</i> N. E. Br.	Van Rhynsdorp Division
<i>Delosperma echinatum</i> Schwant.	Zwartkopriver, Gouritzriver
<i>Faucaria lupina</i> Schwant.	Östl. Kapland, Uitenhage Division
<i>Fenestraria aurantiaca</i> N. E. Br.)	Graaff Reinet Division
" <i>rhopalophylla</i> N. E. Br.)	
<i>Gibbaeum album</i> N. E. Br.	Südwestafrika und kl. Namaqualand
" <i>Nelii</i> Schwant.	Kl. Karroo (Ladismith)
" <i>pachypodium</i> L. Bol.	Kl. Karroo

Standorte:

<i>Gibbaeum pubescens</i> N. E. Br.	Kl. Karroo
<i>Glottiphyllum linguiforme</i>	Kl. Karroo
" <i>fragrans</i> Schwant.	Kl. Karroo
<i>Hereroa hesperantha</i> Dtr. et Schwant.	südl. Südwestafrika
<i>Lapidaria Margaretae</i> Schwant.	Südwestafrika (Warmbad)
<i>Lithops bella</i> N. E. Br.	Südwestafrika bei Aus
" <i>Lesliei</i> N. E. Br.	Transvaal und Griqualand-West
" <i>Mundtii</i> Tisch.	Südwestafrika bei Windhuk
" <i>pseudotruncatella</i> N. E. Br.	Südwestafrika bei Windhuk
" <i>terricolor</i> N. E. Br.	Laingsburg Div. u. Willowmoore Div.
" spec. „Borodino“ (identisch mit <i>L. pseudotruncatella</i> ?)	Südwestafrika, Farm Borodino
<i>Muiria Hortensae</i> N. E. Br.	Kl. Karroo, Riversdale Division
<i>Nananthus albinotus</i> Schwant.	Fauresmith Div.
<i>Odontophorus Marlothii</i> N. E. Br.	Kl. Namaqualand
" <i>primulinus</i> L. Bol.	Kl. Namaqualand
<i>Ophthalmophyllum Friedrichiae</i> Dtr.	Südwestafrika bei Warmbad
et Schwant.	Kl. Namaqualand
" <i>Herrei</i>	Willowmoore Div.
<i>Pleiospilos Herrei</i>	Prince Albert Div.
" <i>Nelii</i> Schwant.	Gamkariver, Beaufort-West Div.
" <i>nobilis</i> Schwant.	—
" <i>Rothii</i> (Bastard)	—
" <i>simulans</i> N. E. Br.	Aberdeen Div.
<i>Psammophora longifolia</i> L. Bol.	Kl. Namaqualand
<i>Rhombophyllum dolabrilforme</i>	Östl. Karroo, Schorstenberg
Schwant.	Graaff-Reinet Div.
" <i>Nelii</i> Schwant.	
" <i>rhomboideum</i>	
Schwant.	Zwartkop, Zuiridagsriver
<i>Rimaria Heathii</i> N. E. Br.	Kl. Karroo
<i>Ruschia congesta</i> L. Bol.	Uitenhage, Albany Div.
" <i>hexana</i> var. <i>longipetala</i>	?
" <i>perfoliata</i> Schwant.	Prince Albert Div., Maljenfontein
" <i>Steingraeveri</i> Schwant.	?
" <i>vulvaria</i>	Südwestafrika, gr. Namaqualand
<i>Semnanthe lacera</i> N. E. Br.	Paarl
<i>Titanopsis calcarea</i> Schwant.	Griqualand-West
" <i>Schwantesii</i> Schwant.	Südwestafrika bei Aus
<i>Trichodiadema densum</i> Schwant.	Olifantriver, Clan-William Div.
" <i>bulbosum</i> Schwant.	Port Elizabeth, Zwartkopriver
einenochnichtbestimmte Art., „M68“	Van Rhynsdorp Division.

A. Die Epidermis.

Was die Darstellung der Untersuchungsergebnisse anlangt, so wäre eine mögliche Methode, den Bau der Epidermis bei den untersuchten

Arten der Reihe nach zu beschreiben, um hernach zu versuchen, das gesamte Material nach gewissen, sich bei der Untersuchung ergebenden Gesichtspunkten zu gliedern. Wenn auch dieses Verfahren während der Arbeit tatsächlich zur Anwendung kam, so dürfte es doch im Interesse einer übersichtlichen und knappen Darstellung liegen, für diese einen anderen Weg zu wählen. Aus diesem Grund sei die das Material in seiner Gesamtheit überblickende Betrachtung an den Anfang gestellt; eine kurze Charakteristik der einzelnen Arten sei dem Zusammenhang entsprechend an verschiedenen Stellen eingefügt.

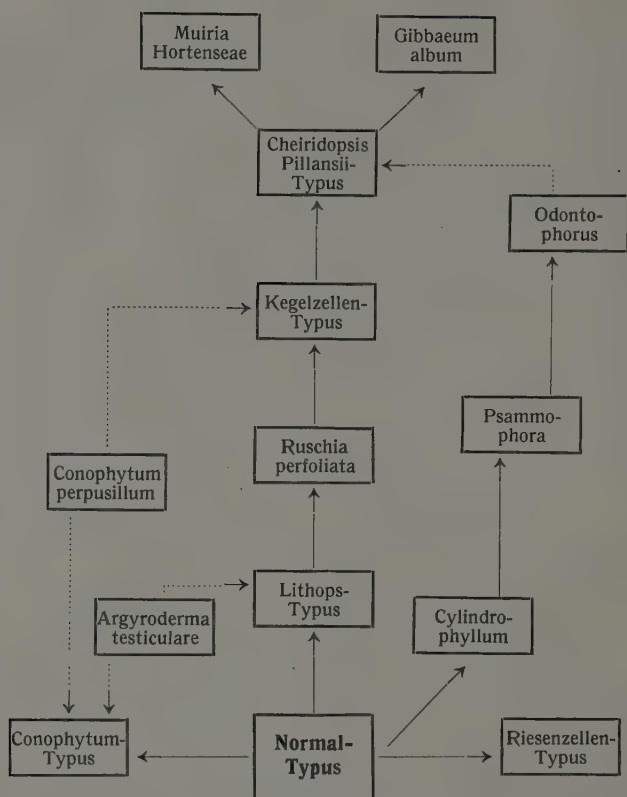
Bei der Sichtung des Materials zeigt es sich, daß jeweils verschiedene Arten eine mehr oder weniger ähnliche Gestaltung der Epidermis aufweisen. Relativ wenige Baupläne scheinen diese Gestaltung zu beherrschen. Auf diese Weise lassen sich die untersuchten Formen in eine gewisse Anzahl Gruppen einteilen. Zwischen die einzelnen Gruppen schalten sich Übergangstypen ein, so daß zwanglos verschiedene morphologische Reihen aufgestellt werden können. Dabei sei betont, daß die Zusammenfassung des Materials zu solchen Reihen ausschließlich im Interesse einer leicht zu übersehenden Anordnung erfolgte, keineswegs sollen die Reihen z. B. in phylogenetischer Hinsicht etwas Bestimmtes aussagen.

Einen Versuch, die Ergebnisse, die die Anwendung dieser Gliederungsprinzipien lieferte, schematisch darzustellen, zeigt Tafel I.

Als Ausgangspunkt sämtlicher Entwicklungstendenzen erscheint uns ein gewisser „Normaltypus“ (Taf. II und III). Seine Epidermiszellen sind in der Aufsicht im allgemeinen isodiametrisch, polygonal. Das meist annähernd rechteckige Querschnittsbild kann zugunsten schwach gewölbter Außenmembranen und eines polyedrischen Eingreifens in das subepidermale Parenchym aufgegeben werden. Dabei können die Zellen mehr flach und breit oder mehr hoch und schlank sein. Die äußeren Wände sind normal- oder in verschiedenem Grade kutinisiert. Die Mächtigkeit der körneligen Kutikularschicht mit dem von ihr distinkt abgesetzten Kutikulahäutchen kann schwanken von 3—17 μ . Zu dieser Klasse rechne ich folgende Arten:

Bergeranthus multiceps. Epidermiszellen im Querschnitt rechteckig, Außenwand kutinisiert, Dicke der Kutikularschicht 5—6 μ . Von ihr setzt sich nach außen die Kutikula, nach innen eine von der Kutinisierung noch nicht ergriffene Zelluloselamelle ab.

Carruanthus caninus. Epidermiszellen im Querschnitt rechteckig, Außenwand vollständig kutinisiert, läßt keine Zelluloselamelle mehr erkennen. Dicke der Kutikularschicht 12—14 μ .



Schema zur Gliederung des untersuchten Materials nach dem Bau der Epidermis.

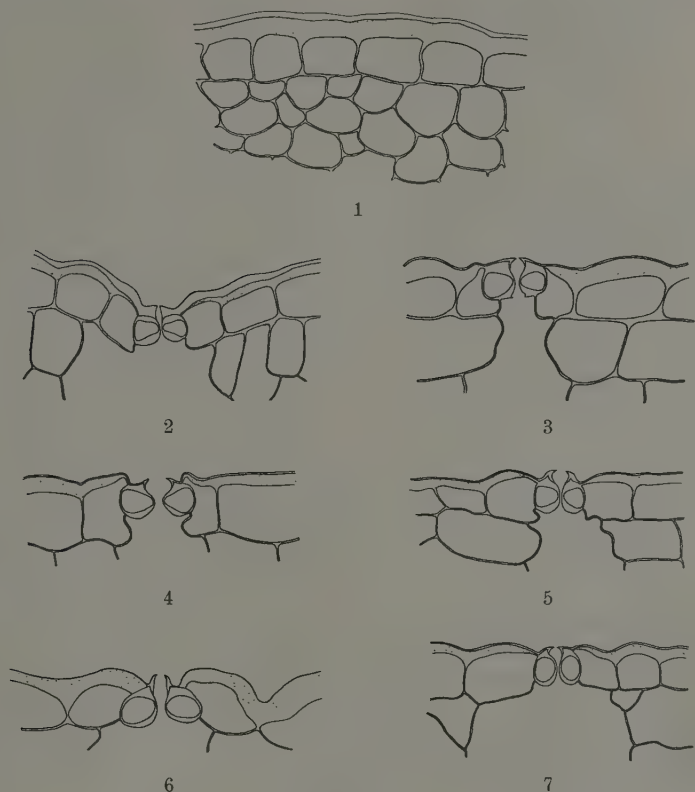
Tafel I.

Das Schema zeigt eine Zusammenstellung der Ergebnisse von Abschnitt I. Vgl. 1—11.

In den Figuren der folgenden Tafeln sollen die punktierten Flächen kutinisierte Membranen andeuten. Die Vergrößerung ist, wenn nicht anders angegeben, 280×.

Chasmatophyllum musculinum. Kutikularschicht 5—6 μ . Dünne Lamelle vorhanden. Kutikula minimal dünn, etwa 0,5 μ .

Conophyllum Herrei. Die Membranen sind weder verstärkt noch kutinisiert. Epidermiszellen machen einen durchaus mesomorphen Eindruck.



Tafel II.

Figur 1: *Heveroa hesperantha*.

" 2: *Heveroa hesperantha*.

" 3: *Faucaria lupina*.

" 4: *Gibbaeum Nelii*.

" 5: *Fenestraria rhopalophylla*.

" 6: *Conophytum* spec. „Steinkopf“.

" 7: *Fenestraria aurantiaca*.

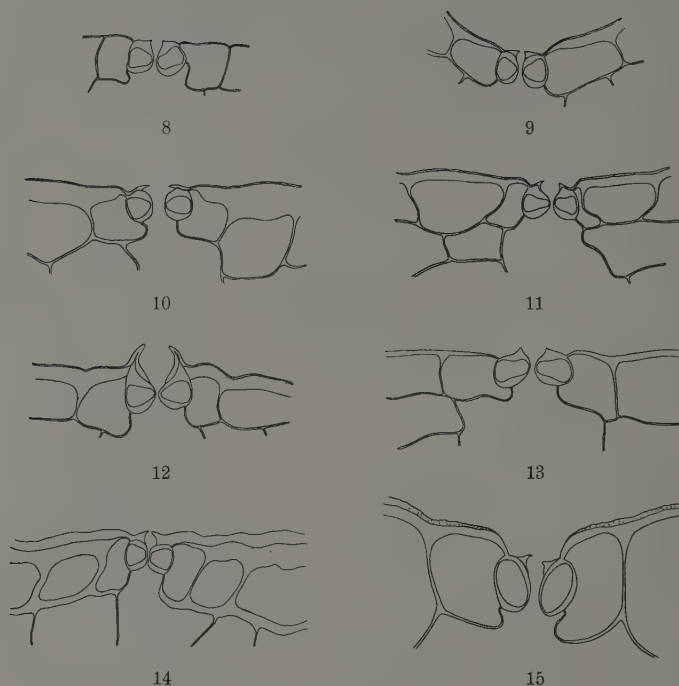
Querschnitt durch die Epidermis.

Querschnitt durch eine Spaltöffnung.

Cheiridopsis aspera. Kutikularschicht 2—4 μ . Lamelle noch vorhanden. Dicke 1,5—2,5 μ .

Conophytum mundum (Taf. III, Fig. 12). Kutikularschicht 8 bis 10 μ . Beginnende Kutinisierung der Seitenwände von oben nach unten.

Conophytum spec. „Steinkopf“ (Taf. II, Fig. 6). Außenmembranen vorgewölbt, Form der Zelle kann einem stumpfen Kegel ähnlich werden.



Tafel III.

- Figur 8: *Pleiospilos simulans*.
 " 9: *Pleiospilos Rothii*.
 " 10: *Nananthus albinotus*.
 " 11: *Pleiospilos Nelii*.
 " 12: *Conophytum mundum*.
 " 13: *Pleiospilos Herrei*.
 " 14: *Rhombophyllum rhomboideum*.
 " 15: *Semnanthe lacera*.

Querschnitt durch eine Spaltöffnung.

Kutikularschicht 6—7 μ . Kutikula auf den Zellspitzen verstärkt, erreicht dort eine Dicke von 3—4 μ .

Bei den beiden *Conophytum*-Arten sind die Epidermiszellen des Spalteingangs haarförmig ausgebildet. Für die Zuordnung zum Normaltypus wurden diese kleinen, beschränkten Bezirke vernachlässigt und nur das Verhalten der Epidermis auf der freien Oberfläche des Vegetationskörpers berücksichtigt.

Faucaria lupina (Taf. II, Fig. 3). Normale rechteckige Zellen, Außenwände 6—7 μ dick. Die Zellen an den seitlichen Kanten der

kielförmigen Blätter sind durch eine starke Kutikularschicht ausgezeichnet.

Fenestraria aurantiaca und *F. rhopalophylla* (Taf. II, Fig. 5 und 7). Epidermiszellen normal, Kutikularschicht 5—6 μ .

Glottiphyllum linguiforme. Membranen nicht verstärkt, Dicke der Außenwand 3—5 μ .

Glottiphyllum fragrans. Die Epidermiszellen zerfallen in auffallender Weise in große und kleinere. Die Längsachsen der in der Aufsicht rechteckigen Zellen sind wie die Stomata quer zur Achse des Blattes orientiert. Membranen nicht verstärkt, 3—5 μ .

Gibbaeum Nelii (Taf. II, Fig. 4). Die Zellen sind polyedrisch mit dem darunterliegenden Parenchym verzahnt. Kutikularschicht 4—6 μ .

Hereroa hesperantha (Taf. II, Fig. 1 und 2). Zellen annähernd quadratisch, Kutikularschicht 8—9 μ .

Nananthus albinotus (Taf. III, Fig. 10). Die Außenmembranen sind 10—12 μ dick.

Pleiospilos Herrei (Taf. III, Fig. 13). Mesomorphe Epidermis mit nicht verstärkten Membranen. Ebenso verhalten sich *Pleiospilos Nelii*, *Pl. Rothii* und *Pl. simulans* (Taf. III, Fig. 8, 9, 11). Bei *Pl. nobilis* greifen die Epidermiszellen stärker in das Parenchym ein wie bei den anderen Arten.

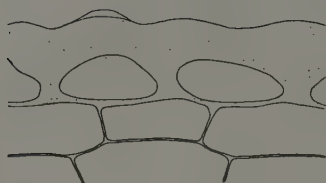
Rhombophyllum dolabriforme. Zellen schön rechteckig, Außenwände bis auf eine dünne Lamelle kutinisiert. Kutikularschicht 10—15 μ .

Rhombophyllum Nelii. Die Außenmembran ist nicht so mächtig ausgebildet wie bei der vorhergehenden Art.

Rhombophyllum rhomboideum (Taf. III, Fig. 14). Kutikularschicht 9—12 μ . An den Zellen der Blattkanten bis zu 17 μ .

Semnanthe lacera (Taf. III, Fig. 15). Kutikularschicht 6 μ . Nicht kutinisierte Lamelle noch vorhanden.

Von dem Normaltypus läßt sich ein anderer ableiten, den ich „Conophytumtypus“ nenne (Taf. IV). In der charakteristischen Ausbildung zeigt dieser Typus II ein gemeinsames Zusammenarbeiten aller Epidermiszellen, um zu einer dicken, gleichmäßigen, weder durch wesentliche Vertiefungen noch Erhöhungen unterbrochenen Kutikularschicht zu gelangen, die die Oberfläche des Vegetationskörpers überzieht und nur von den Spaltöffnungen unterbrochen wird. Man kann sich das Zustandekommen einer derartigen Epidermisstruktur in der Weise verständlich machen, daß Epidermiszellen vom Typus I ihre Außenwände in extremer Weise verstärken und kutinisieren.



16



17



18



19



20



21



22



23



24



25

Tafel IV.

Figur 16: *Conophytum bilobum*.

Querschnitt durch die Epidermis.

Die im Schnitt median getroffene Zelle zeigt die linsenförmig verstärkte Kutikula über dem Zellscheitel.

- " 17: *Conophytum bilobum*.
- " 18: *Conophytum ramosum*.
- " 19: *Argyroderma Braunsii*.
- " 20: *Conophytum Braunsii*.
- " 21: *Conophytum Muiri*.
- " 22: *Conophytum minutum*.
- " 23: *Conophytum Wiggettae*.
- " 24: *Conophytum Meyerae*.
- " 25: *Conophytum longistylum*.

Querschnitt durch eine Spaltöffnung.

Nach Typus II sind die Epidermen folgender Arten gebaut:

	Dicke der Kutikularschicht im Mittel:
<i>Argyroderma Braunsii</i> (Taf. IV, Fig. 19)	19 μ
<i>Conophytum bilobum</i> (Taf. IV, Fig. 16, 17)	24 μ
„ <i>Braunsii</i> (Taf. IV, Fig. 20)	19 μ
„ <i>longistylum</i> (Taf. IV, Fig. 25)	12 μ
„ <i>Meyerae</i> (Taf. IV, Fig. 24)	15 μ
„ <i>minutum</i> (Taf. IV, Fig. 22)	14 μ
„ <i>Muiri</i> (Taf. IV, Fig. 21) . . .	11 μ
„ <i>ramosum</i> (Taf. IV, Fig. 18)	22 μ
„ <i>Taylorianum</i>	10 μ
„ <i>Wettsteinii</i>	20 μ
„ <i>Wiggettae</i> (Taf. IV, Fig. 23)	12 μ
<i>Ruschia congesta</i>	15 μ
<i>Argyrod. spec. „8“</i>	10 μ .

Als extremste Form dieser Gruppe möchte ich *Conophytum bilobum* bezeichnen. Hier bildet die auffallend grobkörnliche Kutikularschicht nicht nur die massiven pfeilerähnlichen Seitenwände, sondern kann sich auch der Innenwand der Zelle anlegen. Über der Zellmitte trägt die Außenmembran eine kleine, rundhöckerförmige Erhebung, über der die Kutikula eine Dicke von 5—6 μ erreicht. Diese Verstärkung der Kutikula über der Zellmitte, die als einfache Verdickung, aber auch in Form einer Linse oder eines kleinen Kegels ausgebildet sein kann, ist auch für andere der untersuchten *Conophytum*-Arten charakteristisch, sie wurde beobachtet bei *C. bilobum*, *C. Braunsii*, *C. longistylum*, *C. minutum*, *C. Taylorianum*, *C. Wettsteinii* und *C. Wiggettae*.

Eigentlich stellen die beiden bis jetzt besprochenen Kategorien der Epidermisausbildung — Normaltypus und *Conophytum*typus — eine fluktuierende Reihe dar, die ihren Anfang mit durchaus mesomorphen Epidermiszellen nimmt, dann durch immer mehr fortschreitende Verstärkung der Außenmembranen alle möglichen Übergangsformen bildet, um ihre Endglieder in extremen Formen wie etwa *Conophytum bilobum*, *C. Wettsteinii* usw. zu finden. Die auffallende Verschiedenheit der Anfangs- und Endglieder dieser Reihe gab Veranlassung, sie in zwei Gruppen aufzulösen. Für die Zuordnung gewisser Übergangsformen brachte dies natürlich Schwierigkeiten mit sich. Doch schienen sich mir diese leichter in Kauf nehmen zu lassen, als durch Belassen nur einer Gruppe so verschiedene Gestaltungen, wie sie z. B. *Pleiospilos*

und *Argyroderma* aufweisen, in einem Typus zusammenzufassen. Als willkürliche Grenze der beiden Gruppen wurde eine Außenmembranstärke von $10\ \mu$ festgesetzt. Betrug die Dicke der Außenwände mehr als $10\ \mu$, so wurden die betreffenden Formen im allgemeinen zum *Conophytum*typus gestellt. Bei einer Dicke von weniger als $10\ \mu$ wurden die betreffenden Formen dem Normaltypus zugeordnet.

Eine zweite Entwicklungstendenz sei im folgenden besprochen. Die hierher gehörigen Arten verzichten auf das Zustandekommen einer mächtigen, flächenhaften Kutikularschicht und betonen im Gegensatz hierzu die besondere Ausgestaltung der einzelnen Epidermiszelle. Die Reihe beginnt mit einer Gruppe von Formen, deren Hautgewebebau von weitgehender Gleichartigkeit ist (Taf. V). Die Basalteile der Oberhautzellen (Innen- und Seitenwände) zeigen sich im Querschnitt als Rechtecke, über denen sich die stark emporgewölbte Außenmembran erhebt. Diese ist wieder bis auf eine schmale Lamelle an ihrer Innenseite körnelig ausgebildet und kutinisiert. Ein Kutikulahäutchen vervollständigt das Bild. Dieser eigentümliche Bauplan — „Lithopstypus“ —, der nur wenig variiert wird, findet sich bei:

Conophytum spec. „*Rhynsdorp*“ (Taf. V, Fig. 29)

Corpuscularia Lehmannii (Taf. V, Fig. 33)

Lapidaria Margaretae (Taf. V, Fig. 26, 27)

Lithops bella

„ *Lesliei*

„ *Mundtii* (Taf. V, Fig. 30)

„ *pseudotruncatella* (Taf. V, Fig. 32)

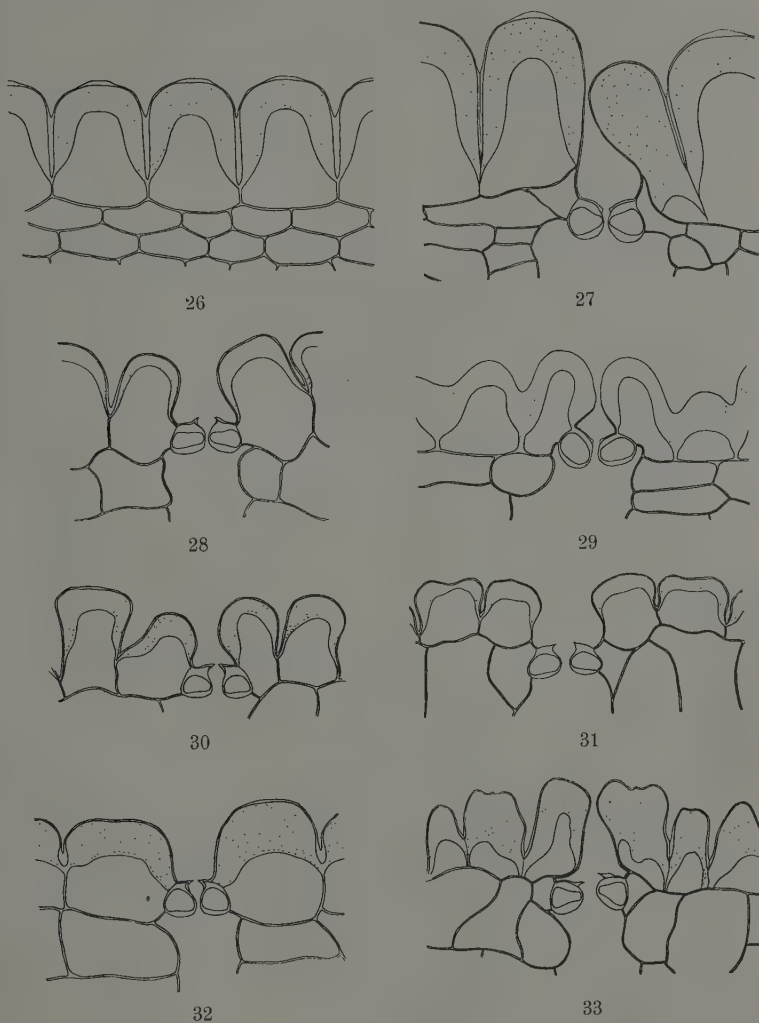
„ *terricolor*

„ spec. „*Borodino*“ (Taf. V, Fig. 28)

Rimaria Heathii (Taf. V, Fig. 31.)

Bemerkenswert sind vielleicht die Verdickungen der Kutikula über den Zellscheiteln bei *Lapidaria Margaretae* und die höckerigen Außenmembranen von *Corpuscularia Lehmannii*, die den Zellen oft das Aussehen einer molaren Zahnkrone geben.

Das Bestreben der Epidermiszellen, sich stark emporzuwölben, findet in den oben aufgezählten Arten nicht seinen einzigen Ausdruck. Eine stärker abweichende Gruppe zeigt ihre Außenmembranen spitzkegelförmig den Seitenwänden aufgesetzt — „Kegelzellentypus“ — und schließlich können die Zellen haarartig ausgezogen scheinen — „Cheiridopsis Pillansii-Typus“. Als Endglieder der Reihe sind Formen wie



Tafel V.

Figur 26: *Lapidaria Margaretæ*.

" 27: *Lapidaria Margaretæ*.

" 28: *Lithops* spec. „Borodino“.

" 29: *Conophytum* spec. „Rhynsdorp“.

" 30: *Lithops Mundii*.

" 31: *Rimaria Heathii*.

" 32: *Lithops pseudotruncatella*.

" 33: *Corpuscularia Lehmannii*.

Querschnitt durch die Epidermis.

Querschnitt durch eine Spaltöffnung.

Muiria Hortenseae (Taf. VI, Fig. 38 und 40) und *Gibbaeum album* zu bezeichnen (Taf. VI, Fig. 37). Die Epidermiszellen von *Muiria* tragen bis zu 500 μ lange Haare, kürzere, aber um so absonderlicher geformte Bildungen, zeigt *Gibbaeum album* (Taf. VI, Fig. 37). Man kann die eigentümliche Form teilweise mit massigen, unregelmäßig verzweigten Geweihen vergleichen.

Charakteristisch nach dem Kegelzellentypus gebaut sind die Epidermiszellen von *Cheiridopsis candidissima* und *Ch. Caroli Schmidt* (Taf. VI, Fig. 34, 35, 36). An der Zellspitze bildet die Kutikula einen 4—5 μ dicken kappenartigen Überzug. Formen, bei denen nur die Zellmitte, noch nicht die ganze Außenmembran kegelförmig ausgebuchtet ist, wobei die Außenmembran relativ dick — *Conophytum perpusillum* (Taf. VII, Fig. 45 und 47) — oder weniger dick sein kann — „M 11“ — vermitteln den Übergang vom Kegelzellentypus zum Conophytumtypus bzw. zum Normaltypus. Eine Übergangsform zwischen Kegelzellentypus und Lithoptypus ist in *Ruschia perfoliata* realisiert (Taf. VII, Fig. 49).

Relativ lange Haare wurden außer bei *Muiria* noch bei *Gibbaeum pubescens* und der *Cheiridopsis*-Art „M 90“ gefunden; die sonderbaren Bildungen der Epidermiszellen von *Gibbaeum album* fanden sich auch bei *Gibbaeum pachypodium*.

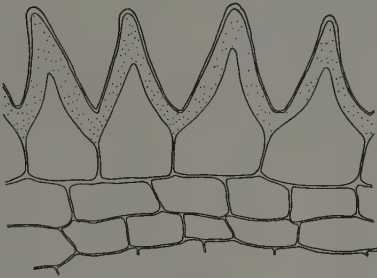
Die bis jetzt besprochenen Leistungen der Oberhautzellen wurden in allererster Linie durch das Verhalten von deren Außenmembranen bedingt. Im Gegensatz hierzu scheint bei einer weiteren Klasse von Arten die Tendenz zu herrschen, das Volumen einer gewissen Zahl von Epidermiszellen außerordentlich zu vergrößern. Ich fasse die Arten, die diesen sonderbaren Bauplan aufweisen — *Delosperma echinatum*, *Trichodiadema bulbosum* (Taf. VII, Fig. 46) und *Tr. densum* (Taf. VII, Fig. 44) — zu einem „Riesenzellentypus“ zusammen.

Es bleibt noch eine Gruppe von Arten zu erwähnen, zu der *Psamphophora* und *Odontophora* gehören. Die Epidermen dieser Pflanzen

Erklärung zu Tafel VI.

- | | |
|--|--|
| Figur 34: <i>Cheiridopsis candidissima</i> . | Querschnitt durch die Epidermis. |
| 35: <i>Cheiridopsis candidissima</i> . | |
| 36: <i>Cheiridopsis Caroli Schmidt</i> . | |
| 37: <i>Gibbaeum album</i> . | } Querschnitt durch eine Spaltöffnung. |
| 38: <i>Muiria Hortenseae</i> . | |
| 39: <i>Gibbaeum pachypodium</i> . | |
| 40: <i>Muiria Hortenseae</i> . | Querschnitt durch die Epidermis |
| | (vergr. 77,5 \times). Teil eines Haares |
| | vergrößert daneben (450 \times). |
| 41: <i>Gibbaeum pubescens</i> . | |
| 42: <i>Ophthalmophyllum Herrei</i> . | } Querschnitt durch eine Spaltöffnung. |
| 43: „M 68“. | |

Tafel VI.



34



35



36



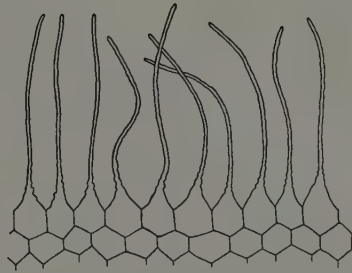
37



38



39



40



41



42



43

zeigen die Besonderheit, daß eine gewisse Anzahl von Zellen zu Gruppen zusammengefaßt und in ihrer Gesamtheit kuppenartig vorgewölbt sind. Bei *Psammophora* ist hierbei die Außenfläche der Zellen glatt (Taf. VIII, Fig. 53), bei *Odontophorus* sind die Zellen zu Haaren ausgezogen (Taf. VIII, Fig. 51, 52). Den Anschluß an den Normaltypus dürften diese Strukturen über Formen wie *Cylindrophyllum calamiforme* und *C. Comptonii* finden (Taf. VII, Fig. 48). Hier liegen nur die Spaltöffnungen auf einem niedrigeren Niveau als die Gesamtheit der übrigen Epidermiszellen. Denkt man sich diese „versenkten“ Areale durch das Hinzutreten weiterer Zellen vergrößert, so daß schließlich ein kommunizierendes Gangsystem mit dazwischen emporragenden Kuppen entsteht, so erhält man durchaus das Bild, das einem z. B. in *Psammophora* entgegentreift.

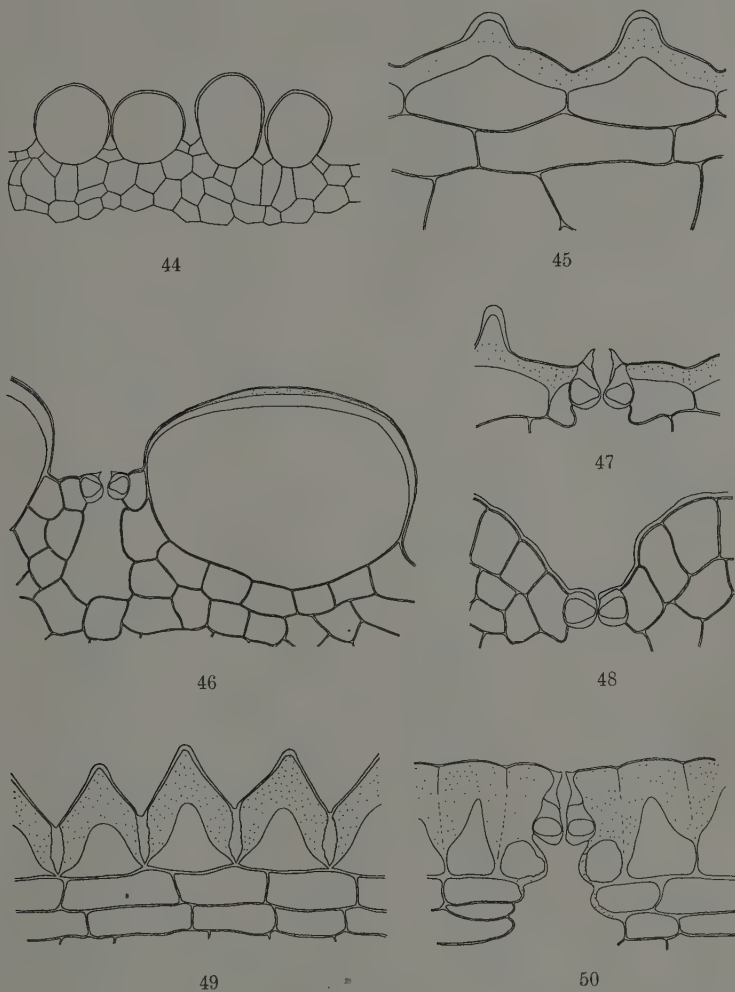
B. Der Spaltöffnungsapparat.

Die Schließzellen.

Bei der Betrachtung der Ergebnisse, die die Untersuchung des Spaltöffnungsapparates von über 40 Arten lieferte, erscheint vor allem bemerkenswert, daß eine so außerordentlich mannigfaltige und vielgestaltige Gruppe, wie sie von den Mesembrianthema repräsentiert wird, in der Konstruktion des Spaltöffnungsapparates eine direkt auffallende Gleichförmigkeit zeigt (Taf. II—VIII). Die Schließzellen zeigen normale dünne Bauch- und Rückenwände, verstärkte Außen- und Innenwände. Hinterhofleisten wurden mit ganz wenigen Ausnahmen nicht beobachtet. Sind sie vorhanden — bei „*M 68*“ (Taf. VI, Fig. 43) und bei *Faucaria lupina* (Taf. II, Fig. 3) —, so sind dieselben nur sehr schwach ausgebildet. Im allgemeinen geht also die Zentralspalte ohne Hinterhof und Opisthialöffnung in die Atemhöhle über. Vorhofleisten sind in der Regel da, werden aber meist nicht von der Membran der Schließzellen selbst, sondern von der äußeren Kutikula gebildet. Der Ausbildungsmodus dieser Vorhofleisten ist im wesentlichen das einzige, worin der Bau der Schließzellen in gewisser Weise variiert, abgesehen von Verschiedenheiten, die aber nicht in der Konstruktion der Schließzellen an sich, sondern im Verhalten der die Stomata begrenzenden Epidermis ihre Begründung finden. Auf diese Einzelheiten wird im folgenden Absatz noch zurückzukommen sein.

Lage der Spaltöffnungen.

Die relative Lage der Schließzellen wird bedingt durch die Besonderheiten im Bau der Epidermis. In ungezwungener Weise lassen



Tafel VII.

Figur 44: *Trichodiadema densum*.

" 45: *Conophytum perpusillum*.

" 46: *Trichodiadema bulbosum*.

" 47: *Conophytum perpusillum*.

" 48: *Cylandrophyllum calamiforme*.

" 49: *Ruschia perfoliata*.

" 50: *Argyroderma testiculare*.

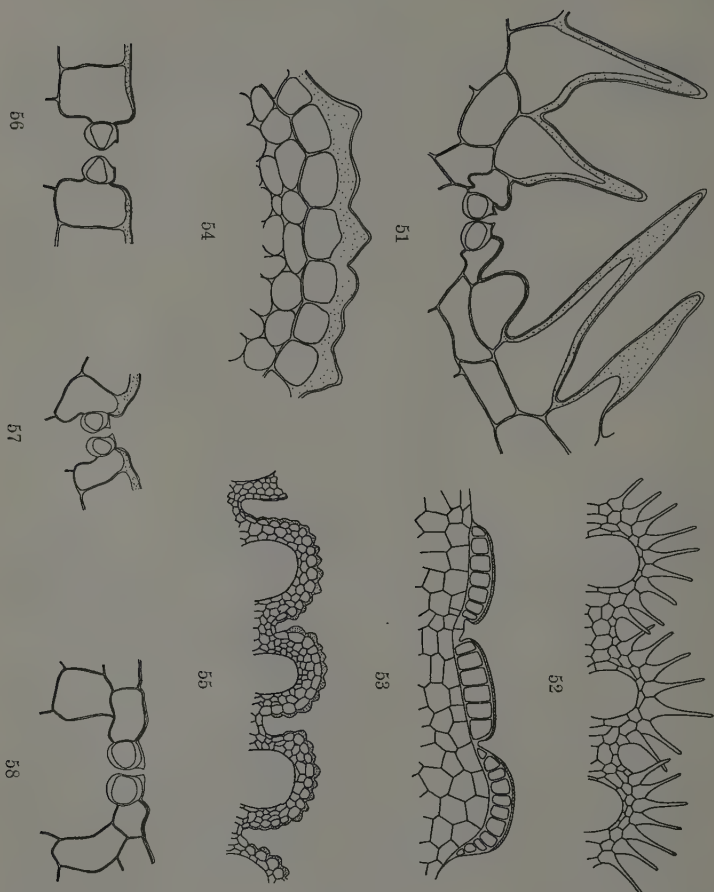
Querschnitt durch die Epidermis (vergr. 77,5×).

Querschnitt durch die Epidermis.

Querschnitt durch eine Spaltöffnung.

Querschnitt durch die Epidermis.

Querschnitt durch eine Spaltöffnung.



Tafel VIII.

Figur 51: *Odontophorus Mallothii*. Querschnitt durch eine Spaltöffnung.

Figur 52: *Odontophorus Mallothii*. Querschnitt durch die Epidermis (vergr. 47,5×).

Fig. 53: *Psammophora longistolia*. Querschnitt durch die Epidermis (vergr. 77,5×).

Fig. 54: *Titanopsis Schweantessii*. Querschnitt durch die Epidermis.

Figur 55: *Titanopsis Schweantessii*. Querschnitt durch die Epidermis (Übersichtsbild) (vergr. 47,5×).

Figur 56: *Titanopsis Schweantessii*.

Figur 57: *Titanopsis calcearea*.

Figur 58: *Psammophora longistolia*.

Die Zeichnungen sind nach Mikrotomschnitten angefertigt und, wenn nichts anderes angegeben, 280× vergrößert.

sich daher die verschiedenen relativen Stellungen der Stomata den einzelnen, im Abschnitt A aufgestellten Epidermisklassen zuordnen und seien jetzt in dieser Reihenfolge besprochen.

Normaltypus — Conophytumtypus.

Beim Normaltypus liegen die Stomata im Niveau der übrigen Epidermiszellen. Durch eine starke Kutikula auf den Schließzellen sind *Hereroa hesperantha* (Taf. II, Fig. 2) und *Rhombophyllum rhomboideum* (Taf. III, Fig. 14) ausgezeichnet. Einen relativ großen Vorhof, gebildet durch hohe, schmale Vorhofleisten, besitzt *Conophytum mundum* (Taf. III, Fig. 12), Hinterhofleisten, wenn auch nur wenig mehr als eben angedeutet, weist von den hierher gehörigen Formen nur *Faucaria lupina* auf (Taf. II, Fig. 3). Beim Conophytumtypus rücken nun die Schließzellen langsam in die Tiefe, in dem Maße, in dem die Dicke der Kutikularschicht zunimmt. Bei *Conophytum Muiri*, *C. longistylum* liegen die Schließzellen noch an der Oberfläche (Taf. IV, Fig. 21 und 25), *Conophytum Meyerae*, *C. Wiggettae* zeigen beginnende Versenkung (Taf. IV, Fig. 23, 24), und Formen wie *Conophytum bilobum*, *Argyroderma Braunsii* zeigen den extremen Ausbildungsgrad dieser Tendenz zur Versenkung des Apparates (Taf. IV, Fig. 17, 19). Bei diesen letztgenannten Formen läßt die mächtige epidermale Verdickungsschicht über dem Eingang zur Zentralspalte einen zylindrischen Porus frei, der von einer starken Kutinschicht ausgekleidet ist. Diese Wandauskleidung bildet am oberen Ausgang des Porus einen kegelstumpfförmigen Aufsatz mit dem Querschnitt des Kanals entsprechender elliptischer Grundfläche, der in der Mitte vom ausführenden Gang durchbrochen ist. In Fig. 18, Taf. IV, sind diese Verhältnisse in charakteristischer Weise zu erkennen.

Lithopstypus.

In einem Teil der Fälle sind hier die Schließzellen an die Basis zweier Epidermiszellen eingelenkt. Die als Nebenzellen fungierenden Epidermiszellen bilden in mehr oder weniger ausgeprägter Weise eine Überwallung des Stomiums (Taf. V, Fig. 29). Eine noch stärkere Versenkung der Spaltöffnungen kann zustande kommen, wenn die Schließzellen ihren Anschluß an Zellen finden, die dem Hypoderm angehören; z. B. bei *Corpuscularia Lehmannii* (Taf. V, Fig. 33), *Rimaria Heathii* (Taf. V, Fig. 31), *Lapidaria Margaretae* (Taf. V, Fig. 27). In der Aufsicht sind bei all diesen Typen nur die Eisodialöffnungen zu sehen, die rückwärtigen Teile der Schließzellen werden durch die benachbarten Epidermiszellen verdeckt.

Riesenzellentypus.

Die Schließzellen liegen hier an sich vollständig normal im Niveau der übrigen Epidermiszellen. Dadurch aber, daß einzelne Zellen der Epidermis in extremer Weise vergrößert werden und halbkugel- bis kegelförmig über die ursprüngliche Oberfläche hinausragen, erfahren gewisse Zellkomplexe zwischen diesen volumösen Zellen in bezug auf deren Oberflächen eine relative Versenkung (Taf. VII, Fig. 44, 46). Diese tieferliegenden Gebiete tragen die Spaltöffnungen. *Delosperma echinatum* fügt sich dabei weniger in diese Charakteristik ein. Die Zahl der vergrößerten Zellen ist wesentlich geringer wie bei den beiden *Trichodiadema*-Arten, auch sind die großen Zellen weitgehend in das Parenchym eingelassen und ragen nur mäßig stark darüber hinaus. Bei den beiden anderen erwähnten Arten bestimmen die Riesenzellen durchaus das Bild der Oberfläche, was man von einem Querschnitt durch ein *Delosperma*-Blatt nicht gut sagen kann.

Ein ähnliches Prinzip wie beim Riesenzellentypus in seiner typischen Ausbildung läßt sich bei *Psammophora longifolia* feststellen. Waren es in den vorhergehenden Fällen einzelne Zellen, so sind es hier ganze Gruppen von Zellen, die kuppenförmig über das ursprüngliche Niveau emporragen (Taf. VIII, Fig. 53). Auf den Kuppen stehen keine Stomata, diese sind vielmehr auf die relativ versenkten Areale beschränkt. Gleichartig liegen die Verhältnisse bei *Odontophorus*. Eine Weiterentwicklung jedoch gegenüber *Psammophora* ist darin zu erblicken, daß alle Epidermiszellen, mit Ausnahme weniger, in der unmittelbaren Umgebung der Stomata liegenden, lange haar- bis hörnchenförmige Bildungen aufweisen (Taf. VIII, Fig. 51 und 52). Diese Fortsätze stehen senkrecht zu der Außenmembran der sie tragenden Zellen, die Hörnchen der seitlich an den Kuppen liegenden Zellen greifen mehr oder weniger schräg über die tieferliegenden Zellbezirke hinweg. Auf diese Weise entsteht ein reusenartiger Verschluß des versenkten Gangsystems, der einen vollkommeneren Abschluß der Spaltöffnungen gegen die freie Oberfläche darstellt, als es bei *Psammophora* mit den glatten Flächen der herausgehobenen Zellkomplexe der Fall ist.

Zusammenfassend läßt sich somit sagen, daß die aufgefundenen Epidermisstrukturen eine reiche Mannigfaltigkeit zeigen, an sich und auch hinsichtlich ihrer Beeinflussung der relativen Lage des Spaltöffnungsapparates. Es wäre in hohem Maße interessant, das physiologische Verhalten — soweit es den Wasserhaushalt betrifft — dieser verschiedensten Typen zu kennen. Eine Vertiefung unserer Kenntnisse vom Zusammenhang zwischen anatomischem Bau und funktioneller

Leistung wäre von einer solchen Untersuchung zu erwarten. Allein, die Beantwortung dieser Fragen würde den Rahmen der vorliegenden Arbeit überschreiten. Diese soll vielmehr nur eine erste Vorarbeit sein für weitere Untersuchungen, die uns dem Verständnis der ökologischen Verhältnisse in der so interessanten und reizvollen Gruppe der Mesembrianthema näherbringen sollen.

II. Abschnitt.

Epidermisstruktur und Systematik.

Die Aufteilung der während der letzten Jahrzehnte an Artenzahl außerordentlich gestiegenen Linnéschen Gattung Mesembrianthemum erfolgte in erster Linie nach Gesichtspunkten, die der Bau der Blüte und besonders der Frucht lieferte. Hier soll nun untersucht werden, in welcher Weise sich die verschiedenen Epidermisstrukturen auf die Untergattungen verteilen, d. h. ob zwischen den charakteristischen Merkmalen der reproduktiven Organe und der Ausbildung des Hautgewebes eine gewisse Parallelität besteht.

Es seien zuerst die Gattungen besprochen, von denen jeweils mehrere Arten zur Untersuchung kamen.

Epidermisstruktur:

<i>Argyroderma Braunsii</i>	}	Conophytumtypus
„ spec. „8“		
„ testiculare		
<i>Cheiridopsis aspera</i>	}	Normaltypus
„ <i>Meyeri</i>		
„ <i>rostrata</i>		
„ <i>candidissima</i>	}	Übergang Normal-Kegelzellentypus
„ <i>Caroli Schmidtii</i>		
„ <i>Pillansii</i>		
		Gestreckte Kegelzellen = mittellange Haare, eigener Typus
<i>Conophytum mundum</i>	}	Normaltypus
„ spec. „Steinkopf“		
„ <i>bilobum</i>		
„ <i>Braunsii</i>	}	Conophytumtypus
„ <i>longistylum</i>		
„ <i>Meyerae</i>		
„ <i>minutum</i>		
„ <i>Muiri</i>		
„ <i>ramosum</i>		
„ <i>Taylorianum</i>		
„ <i>Wettsteinii</i>		
„ <i>Wiggettae</i>	}	Lithopstypus
„ spec. <i>Rhynsdorp</i>		

		Epidermisstruktur:
<i>Cylindrophyllum calamiforme</i>	}	Versenkte Schließzellen, eigener Typus
„ <i>Comptonii</i>		
<i>Fenestraria aurantiaca</i>	}	Normaltypus
„ <i>rhopalophylla</i>		
<i>Gibbaeum Nelii</i>	}	Normaltypus
„ <i>album</i>		
„ <i>pachypodium</i>	}	„Verzweigte Hörnchen“, eigener Typus
„ <i>pubescens</i>		
<i>Lithops bella</i>	}	Lange Haare wie <i>Muiria</i>
„ <i>Lesliei</i>		
„ <i>Mundtii</i>		
„ <i>pseudotruncatella</i>		
„ <i>terricolor</i>		
„ spec. „ <i>Borodino</i> “		
<i>Odontophorus Marlothii</i>	}	Zellkuppen mit Haaren, eigener Typus
„ <i>primulinus</i>		
<i>Pleiospilos Herrei</i>	}	Normaltypus
„ <i>Nelii</i>		
„ <i>nobilis</i>		
„ <i>Rothii</i>		
„ <i>simulans</i>	}	Normaltypus
<i>Rhombophyllum dolabriforme</i>		
„ <i>Nelii</i>	}	Cheiridopsis-Pillansiitypus
<i>Rhombophyllum rhomboideum</i>		
<i>Ruschia hexana</i> var. <i>longipetala</i>		
„ <i>perfoliata</i>	}	Übergang Lithops-Kegelszellentypus
„ <i>Steingraeveri</i>		
<i>Titanopsis calcarea</i>	}	Übergang Conophytum-Kegelszellentypus
„ <i>Schwantesii</i>		
<i>Trichodiadema bulbosum</i>	}	Eigener Typus
„ <i>densum</i>		
		Riesenzellentypus

Zunächst fällt hier eine Gruppe von Gattungen auf, deren Arten unter sich weitgehend dieselbe Epidermisstruktur aufweisen; es sind dies *Cylindrophyllum*, *Fenestraria*, *Lithops*, *Odontophorus*, *Pleiospilos*, *Rhombophyllum*, *Titanopsis* und *Trichodiadema*. Soweit die Zahl der jeweils untersuchten Arten überhaupt Schlüsse zuläßt, kann man sagen, daß bei diesen Gattungen der Bau der Epidermis vielleicht ein mit der nötigen Vorsicht systematisch verwendbares Merkmal abgeben kann.

Eine andere Gruppe von Fällen zeigt, daß bei den Arten einer Gattung verschiedene Epidermisstrukturen vorliegen können: *Argyrodema*, *Cheiridopsis*, *Conophytum*, *Gibbaeum*, *Ruschia*. Die untersuchten *Cheiridopsis*-Arten zeigen z. B. beinahe alle Stadien der Reihe Normaltypus — Cheiridopsis-Pillansiitypus realisiert. Bei diesen Gattungen ist

dann eine Verwendung der Hautgewebestruktur als systematisches Merkmal zunächst nicht zu denken.

Schließlich ist noch ein dritter Modus der Verteilung der Epidermisstrukturen auf die systematischen Einheiten zu erwähnen: Arten, verschiedenen Gattungen zugehörend, können einen sehr ähnlichen Bau ihrer Oberhaut aufweisen. Wenn dies für Epidermistypen zutrifft, deren Abwandlungsmöglichkeiten nach den verschiedenen Richtungen offenbar sehr gering sind, deren typischer Ausbildungsmodus also sehr konstant ist, so können auffallende Konvergenzerscheinungen zustande kommen.

Die den Lithopstypus aufweisenden Formen zum Beispiel zeigen ein bemerkenswert ähnliches Bild, man vergleiche die Abbildungen von *Lithops Mundtii* (Taf. V, Fig. 30), *L. pseudotruncatella* (Taf. V, Fig. 32), *L. spec. „Borodino“* (Taf. V, Fig. 28), *Corpuscularia Lehmannii* (Taf. V, Fig. 33), *Rimaria Heathii* (Taf. V, Fig. 31), *Lapidaria Margaretae* (Taf. V, Fig. 26 und 27) und *Conophytum spec. „Rhynsdorp“* (Taf. V, Fig. 29). Als weiteres Beispiel für derartige Konvergenzen seien die Arten *Muiria Hortenseae*, *Gibbaeum pubescens* und *Cheiridopsis spec. „M 90“* angeführt. Sie alle zeigen Epidermiszellen, die zu langen Haaren ausgezogen sind. Weniger lange Haare sind vorhanden bei *Cheiridopsis Pillansii*, *Ruschia hexana* var. *longipetala* und *Ophthalmophyllum Friedrichiae*. Ähnliche Fälle ließen sich dem Material noch in weiterer Zahl entnehmen. Einen Versuch, derartige Ergebnisse einer vergleichend-anatomischen Untersuchung zur Stützung von auf anderem Wege eruierten verwandtschaftlichen Beziehungen zu verwenden — in diesem Fall zwischen *Mes. Lehmannii* (*Corpuscularia Lehmannii*) und *Mes. pseudotruncatellum* (*Lithops pseudotruncatella*) — machte Schwantes. Doch sollten nach meiner Meinung Ähnlichkeiten in der morphologischen Struktur, vor allem der Epidermis, zur Stützung phylogenetischer Zusammenhänge nur mit großer Vorsicht Verwendung finden, da gerade auch aus unseren Befunden hervorgeht, wie vielfach und ausgeprägt konvergente Ausbildung vorkommen kann.

III. Abschnitt.

Epidermisstruktur und Standortsverhältnisse.

Die hier zu erörternde Frage ist im wesentlichen folgende: Kommen in der südafrikanischen Heimat der untersuchten Gattung die Formen mit xeromorpher Epidermisstruktur vorwiegend auf trockenen Standorten vor und halten sich die Arten mit mehr mesomorphem Hautgewebefbau auch mehr an relativ feuchtere Gebiete? Mit anderen Worten:

Sind die Formen mit xeromorpher Epidermis auch tatsächlich Xerophyten und diejenigen mit mesomorpher Epidermis ebenso Mesophyten? Eine endgültige Entscheidung dieser Frage darf ausschließlich von Untersuchungen physiologischer Art erwartet werden, doch dürfte eine pflanzengeographische Betrachtungsweise immerhin geeignet sein, ein vorläufiges Urteil zur vorliegenden Fragestellung abzugeben, sofern sie sich auf zuverlässige Standortangaben stützen kann. Für viele Formen ist das bis jetzt noch nicht der Fall. Die Verbreitungsangaben, die sich in der Literatur finden, sind vielfach falsch und sich widersprechend, oder so allgemein gehalten, daß mit ihnen für unsere Zwecke nichts anzufangen ist. Einige gut gegliederte Gattungen, deren Vorkommen mit hinreichender Genauigkeit bekannt ist, lassen jedoch, wenigstens in großen Zügen, schon gewisse Zusammenhänge zwischen Hautgewebestruktur und Standortverhältnissen erkennen. Verschiedene Beispiele mögen dies im folgenden zeigen.

Das Hauptverbreitungsgebiet der Conophyten liegt in dem niederschlagsarmen Gebiet südlich der Oranjemündung, in Klein-Namaqualand und der Westküste Südafrikas entlang bis in die Van Rhynsdorp Division; nur wenig vertreten ist die Gattung im regenreicheren Osten. Formen, wie *Conophytum Wiggettae*, das bei Oudtshoorn in der kleinen Karroo vorkommt, stellen schon relativ östliche Ausläufer dar. Die im Bau der Epidermis dem Conophytumtypus ähnlichen Arten *Argyroderma testiculare* und *Conophytum perpusillum* haben ihre Heimat in dem Van Rhynsdorp Distrikt bzw. im kleinen Namaqualand. Die Gattung *Lithops* ist stark gegliedert in Groß-Namaqualand, kommt in trockenen Gebieten des Buschmannlandes vor und greift östlich bis nach Griqualand-West. Einzelne Arten gehören der großen Karroo an. Auch die anderen Vertreter des Lithopstypus weisen vorwiegend trockene Standorte auf: *Rimaria Heathii* — kleine Karroo, *Lapidaria Margaretae* — Warmbad in Südwest, *Conophytum* spec. „Rhynsdorp“ — Van Rhynsdorp Division. Einen etwas feuchteren Standort zeigt *Ruschia congesta* mit dem Vorkommen in der Uitenhage und Albany Division. Um zu umfangreiche Wiederholungen zu vermeiden (vgl. die Standortsliste auf Seite 1), sei kurz zusammenfassend festgestellt: Die untersuchten Arten, deren Epidermis eine xeromorphe Struktur aufweist — und als solche sind mit Ausnahme des Normaltypus mehr oder weniger alle anderen Typen zu bezeichnen — haben ihre Hauptverbreitung vorwiegend in trockenen Gebieten. Einzelne Fälle, die von diesem Verhalten abweichen und auch auf feuchtere Standorte gehen, z. B. *Ruschia congesta*, werden unten noch zu diskutieren sein.

Das Verhalten des Normaltypus mögen einige herausgegriffene Beispiele veranschaulichen. Im relativ feuchteren Osten und Südosten von Südafrika haben ihre Verbreitung: *Bergeranthus multiceps* (Uitenhage Division bei Port Elizabeth), *Faucaria lupina* (östl. Kapland, Uitenhage Div.), *Rhombophyllum Nelii* (Graaff Reinet Division), *Semnanthe lacera* (Paarl Div.). Dem Normaltypus zugeordnete Arten, die auf trockenen Standorten anzutreffen sind, sind z. B. *Cheiridopsis aspera* (Kl. Namaqualand, Springbok), *Conophytum mundum* (Kl. Namaqualand), die beiden untersuchten *Fenestraria*-Arten (Kl. Namaqualand, Südwestafrika).

Die Standorte der dem Normaltypus zugeordneten Arten zeigen ein weniger einheitliches Bild wie die Formen des Conophytumtypus. Die „xeromorphen“ Typen haben den Schwerpunkt ihrer Verbreitung durchaus in trockenen Gebieten, was für „mesomorphe“ Epidermen und relativ feuchtere Gebiete nicht in demselben Maß der Fall ist. *Conophyllum Herrei* mit mesomorphem Hautgewebe kommt z. B. auf ausgesprochen trockenen Standorten vor.

Das Bild, das ein Vergleich von Epidermisstruktur und Standortsverhältnissen liefert und für das die oben mitgeteilten Beispiele eine knappe Illustration sein sollen, ist also in großen Zügen folgendes: Die Formen mit xeromorph gebautem Hautgewebe haben ihre Hauptverbreitung in den trockenen Gebieten entlang der Westküste, in Südwestafrika, Kl. Namaqualand, in der Van Rhynsdorp Division und der großen und kleinen Karroo, während die Typen mit mehr mesomorph gebauter Epidermis die feuchteren Gebiete des Ostens, Südostens und äußersten Südens von Südafrika bevorzugen. Für einzelne Arten, die mit xeromorpher Epidermis relativ feuchtere, und solche, die mit mesomorpher Epidermis trockene Standorte verbinden, sehe ich zwei Deutungsmöglichkeiten. Bei einem Teil der Fälle dürften sich die Divergenzen, auf die im vorhergehenden hingewiesen wurde, als tatsächlich nicht vorhanden erweisen, wenn bei einem Vergleich von Standort und anatomischer Struktur mikroklimatische Verhältnisse mitberücksichtigt werden. Die zweite Möglichkeit besteht darin, daß es bei dem untersuchten Material eben tatsächlich Formen gibt, die mit xeromorpher Epidermis durchaus nicht xerophytische Lebensweise verbinden. Auch die Arten, die mit mesomorpher Epidermis auf trockenen Standorten vorkommen, sind einer Erklärung zugänglich. Auf eine xeromorphe Hautgewebestruktur verzichtend, können diese Typen andere Mittel der xerophytischen Anpassung benützen, um sich das Fortkommen unter extremen Bedingungen zu ermöglichen.

Bis zu dieser Deutung ist das Material auf Grund rein morphologischer Befunde auszuwerten. Wie die zuletzt angedeuteten Möglich-

keiten in den Verbreitungsgebieten der Formen tatsächlich gegeben sind, können nur vergleichend physiologisch-experimentelle Studien im Laboratorium und am Standort selbst ergeben.

Vorliegende Untersuchung wurde im Botanischen Institut der Universität München ausgeführt.

Meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Professor Dr. Fritz von Wettstein, möchte ich auch an dieser Stelle für die Überlassung des Themas und die Unterstützung, die er mir während der Arbeit in jeder Weise zuteil werden ließ, wärmstens danken. Besonderen Dank schulde ich ihm für die Überlassung des wertvollen Materials sowie für die Übermittlung von zuverlässigen Standortangaben.

Literaturverzeichnis.

- Berger, A., Mesembrianthemum und Portulacaceen. Stuttgart 1908. — Bolus, H. M. L., Notes on Mesembrianthemum and some allied genera. Cape Town-Wynberg, Cape 1928. — Brown, N. E., Tischer, A., Karsten, M. C., Mesembryanthema. L. Reeve and Co., Ltd., England 1931. — Haberlandt, G., Physiologische Pflanzenanatomie. Leipzig 1918. — Jacobsen, H., Die Sukkulanten. Pareys Handbücher der gärtnerischen Kulturpflanzen, Band V. Berlin 1933. — Linsbauer, K., Die Epidermis. Handbuch der Pflanzenanatomie. Berlin 1930. — Marloth, R., Das Kapland, insonderheit das Reich der Kapflora, das Waldgebiet und die Karroo, pflanzengeographisch dargestellt. Jena 1908. — Ders., The Flora of South Africa, Vol. I. Kapstadt u. London 1913. — v. Poellnitz, K., Die Aufteilung der Gattung Mesembryanthemum L. Repertorium specierum novarum regni vegetabilis. XXXII, 1933. — Schmid, W., Morphologische, anatomische und entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an Mesembrianthemum pseudotruncatellum Berger. Beiblatt zur Vierteljahrsschrift der Naturforschenden Gesellschaft in Zürich, Nr. 8, Jahrg. 70 (1925). — Schmucker, Zur Ökologie der Fensterblätter. Planta 13 (1931). — Schwantes, G., Zur Stammesgeschichte der Sphaeroidea. Monatschrift für Kakteenkunde 1921, Heft 2.

Anlage und Entwicklung der Blattstieldornen von *Quisqualis indica*.

Von Johannes Helm.

Mit 4 Abbildungen im Text.

(Aus dem Botanischen Institut der Universität Halle a. d. S.)

Beispiele dornartiger Ausbildung lassen sich für sämtliche drei Grundorgane der Pflanze, den Sproß, die Wurzel und das Blatt anführen, und es erübrigt sich, da allgemein bekannt, in diesem Zusammenhang die Angabe von Einzelbeispielen derartiger Metamorphosen. Während aber im Falle einer dornartigen Ausbildung die davon betroffenen Seitenachsen und Seitenwurzeln zumeist in ihrer Gesamtheit daran beteiligt sind, nehmen die sog. Blattdornen insofern eine Sonderstellung ein, als neben der Einbeziehung des gesamten Blattes (*Berberis*) in vielen Fällen nur Teile des Blattes zu ihrer Bildung herangezogen werden. So kennen wir Beispiele, wo nur der Blattgrund in Form der Nebenblätter verdornt (*Robinia*) oder, wie häufig bei Fiederblättern, nur die Blattspindel dornartige Ausbildung aufweist (*Astragalus horridus*). Ja selbst die einzelnen Abschnitte eines Blattes können wiederum nur teilweise, nicht in ihrer Gesamtheit, an der Dornbildung beteiligt sein. Für diesen letzterwähnten Fall bieten die *Combretaceen* eine Reihe von Beispielen, von denen hier *Quisqualis indica* einer näheren Betrachtung unterzogen werden soll.

Bei diesem Objekt erfährt lediglich der basale Abschnitt des Blattstieles dornartige Ausbildung, indes der apikale Abschnitt zusammen mit der Blattspreite später abgeworfen wird. Da die basale Partie des Blattstieles eine ausgiebige und einem Sproß nicht unähnliche sekundäre Holz- und Bastbildung mit Hilfe eines geschlossenen Kambiumringes zeigt, die dem oberen, nur mit einem rinnenförmig gestalteten Leitbündel versehenen Abschnitt des Blattstieles in diesem Ausmaß durchaus fehlt, soll im folgenden einmal die Entwicklungsgeschichte des Blattstieles von *Quisqualis indica* und damit im Zusammenhang die des gesamten Blattes etwas näher untersucht werden. Lag doch bei der sproßartigen anatomischen Ausgestaltung der basalen Blattstiel-

partie die Vermutung nahe, daß bei der Anlegung der Blattanlagen — zumindest für diese basale Region — nicht nur Elemente des Dermatogens und Phloeogens¹⁾, sondern auch solche des Meristemrings mit beteiligt sein könnten, wodurch der achsenähnliche Aufbau dieser sich auch sonst abweichend verhaltenden basalen Blattstielpartie leichter erklärlich werden könnte. Andererseits war es auch durchaus denkbar, daß irgendwelche sekundären Prozesse am Aufbau der Blattstieldornen maßgebend beteiligt seien; Aufgabe der Untersuchung wäre es in diesem Falle, festzustellen, welcher Art dieselben sind.

Da sich die früheren Untersucher nur darauf beschränkten, den morphologischen Wert der dornigen Bildungen zu erkennen und weder deren Bildung noch Anatomie nähere Aufmerksamkeit zuwandten, betreten wir mit dem entwicklungsgeschichtlichen Teil unserer Untersuchungen über die Ausbildung der Blattstieldornen von *Quisqualis indica* durchaus Neuland und können lediglich bezüglich der Anatomie des fertig ausgebildeten Organs auf eine kurze — allerdings *Quisqualis sinensis* betreffende — Angabe Heidens verweisen.

Ehe wir uns der vorgenannten Aufgabe zuwenden, dürfte es sich empfehlen, einen Blick auf die fertig ausgebildeten Dornen zu werfen, zumal deren Kenntnis bei dieser der tropischen und subtropischen Region angehörenden Pflanze nicht ohne weiteres vorausgesetzt werden kann. Einen ungefähren Eindruck von der Mächtigkeit der starren Dornbildungen vermittelt die Fig. 1 II, die ein Paar der an unserem (öfter stark zurückgeschnittenen) Exemplar stets in dekussierter Anordnung vorhandenen Blattstieldornen wiedergibt²⁾, die — wie bereits bekannt — allein den basalen Abschnitten der Blattstiele homolog sind. Unmittelbar darüber, in der Blattachsel, sind noch die serial und in absteigender Folge angeordneten Beiknospen deutlich zu erkennen sowie das Basalstück der ausgetriebenen, jetzt abgestorbenen Achselknospe. Fig. 1 I hingegen gibt ein ähnliches, indes jüngeres und noch beblättertes Achsenstück wieder; daran ist besonders auffällig und vom Verhalten anderer, ebenfalls klimmender Holzpflanzen abweichend, daß der Blattstiel ungefähr in seiner Mitte eine kleine ringförmige Ein-

1) Vgl. hierzu Helm, p. 187.

2) Nach den Angaben von Brandis in Engler-Prantl III, 7 besitzen nur die Auszweigungen höherer Ordnung gegenständige Blattstellung und damit eine ebensolche Stellung der Dornen, indes die Achsen niederer Ordnung wechselständig beblättert seien; Verhältnisse, die allerdings an unserem Exemplar nirgends anzutreffen waren, sicher als Folge des wiederholten Rückschnittes.

snürung besitzt, mit der zumeist eine Kniebildung des Blattstieles an der gleichen Stelle verbunden ist, so daß der Blattstiel selbst gegliedert erscheint und jetzt schon die Grenze zwischen dem persistierenden und verdornenden Abschnitt des Blattstieles einerseits und dem später abgeworfen werdenden andererseits deutlich gekennzeichnet ist. (Auf die Ursache dieser äußerlich zutage tretenden Erscheinung wird später noch zurückzukommen sein.) Ein Vergleich der Fig. 1 *I* und *II* macht ferner die nicht unbeträchtliche Dicken- und Längenzunahme des verdornenden Abschnittes offenkundig.

Ein Blick auf die Abbildungen *III* und *IV* der gleichen Figur dürfte insofern noch ein-iges Interesse bieten, als er auf-zeigt, daß die aus den Achseln der vorerwähnten Blattstieldornen austreibenden Seitenprosse sich in obiger Hinsicht etwas abweichend verhalten. Zwar weist auch hier unter Berücksichtigung der schwächeren Gesamt-

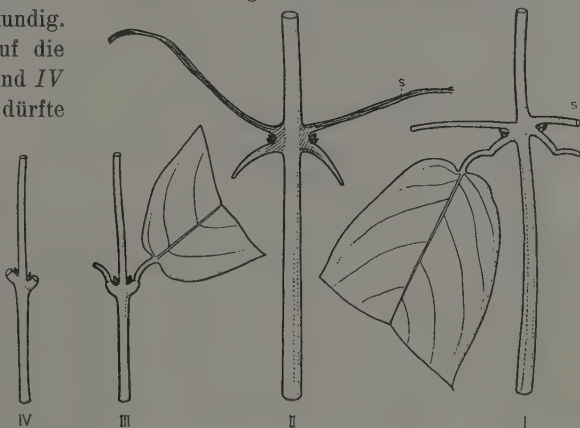


Fig. 1. *I* Sproßstück eines windenden Zweiges vor Abgliederung der dekussiert stehenden Blattstieldornen mit den abgeschnittenen Achselsprossen (*s*) und den in absteigender Folge angeordneten serialen Beiknospen. *II* Ähnliches Sproßstück nach Abgliederung der Blattstieldornen. *III*, *IV* Entsprechende Sproßstücke von den nichtwindenden Seitenzweigen nächsthöherer Ordnung.

entwicklung des Achsenstückes der Blattstiel eine leichte Einschnürung und Kniebildung auf, jedoch sind beide sehr nahe an die etwas angeschwollene Blattstielbasis herangerückt, und es hinterbleibt im Gegensatz zu den Verhältnissen an der tragenden Achse im Zusammenhang mit Vorgängen, auf die noch näher einzugehen sein wird, beim Blattfall kein Dorn, sondern eine zwar äußerlich verkorkte, jedoch parenchymatische polster- oder kissenartige Bildung (*IV*). (Vgl. hierzu auch p. 435/36.)

Wenden wir uns nach Betrachtung der völlig ausgebildeten Blattstieldornen und eines an der lebenden Pflanze schon äußerlich leicht erkennbaren Zwischenstadiums nunmehr der Bildung dieser Blattstieldornen selbst zu. Dabei dürfte vorerst zu bemerken sein, daß diese durchaus

nicht in so einfacher Weise erfolgt, wie es übereinstimmend in den Literaturangaben berichtet wird. So z. B. bei Brandis (p. 126): „Nach dem Blattfall bleibt der untere Teil des Blattstieles stehen, wird hart und dornartig“. Wohl hinterbleibt beim Blattfall der basale Abschnitt des Blattstieles, jedoch seine dornartige Ausbildung beruht keineswegs lediglich auf einem „Hartwerden“, d. h. einer nachträglichen Verholzung der ursprünglich parenchymatischen Zellwände eines „typischen“ Blattstieles oder auf der Ausbildung von Sklerenchym, wie sie nach Goebel für die Dornenbildung charakteristisch ist (p. 1631). Vielmehr ist bei *Quisqualis indica* die besondere Festigkeit der Dornen auf die Bildung eines echten, geschlossenen Holzkörpers innerhalb der unteren Blattstielhälfte zurückzuführen. Dieser Holzkörper macht im Zusammenhang mit seiner kegelförmigen Gestaltung als solcher fast allein den Dorn aus und ist lediglich von peripheren, später zumeist hinfalligen Gewebeschichten umhüllt. Somit wendet sich unser spezielles Interesse der Bildung dieses Holzkörpers zu — einer für einen Blattstiel, zumindest in diesem Ausmaß und dieser Form, nicht alltäglichen Erscheinung. Es kann aber bereits hier vorweggenommen werden, daß diese Holzkörperbildung des basalen Blattstielabschnittes in engstem Zusammenhang mit Bildungseigentümlichkeiten der gesamten Blattanlage von *Quisqualis indica* steht, deren Bildung und Differenzierung wir nunmehr auf Grund von Längs- und Querschnitten und an Hand der Fig. 2 näher untersuchen wollen.

Einen Überblick über verschiedenaltige Blattentwicklungsstadien vermittelt uns leicht ein in Höhe des Vegetationspunktes geführter Querschnitt eines Sprosses, wie er in Fig. 2 halbschematisch wiedergegeben ist. Sämtliche der fünf dekussiert stehenden paarigen Blattanlagen weisen einen anderen Entwicklungszustand auf, jedoch ist ihnen allen gemeinsam, daß die wiedergegebenen Querschnitte sämtlich durch der späteren Spreite entsprechende Abschnitte der Blattanlagen geführt sind.

Während der Querschnitt durch das soeben erst als kleiner Höcker abgegliederte Blattanlagenpaar 1 in seiner Gesamtheit vollauf meristematisches Gewebe aufzeigt (in Fig. 2 stets durch Punktierung kenntlich gemacht), ist in dem nächst älteren Blattanlagenpaar (2) bereits eine Differenzierung eingetreten, indem sich die nierenförmig gestaltete prokambiale Anlage des medianen Leitbündels durch Kleinzelligkeit ihrer Elemente zu erkennen gibt (in Fig. 2 schraffiert); seitlich daran grenzen auch weiterhin meristematisch bleibende Gewebepartien, die „cornes foliaires“ Louis', während die übrigen Gewebeanteile im

Begriff stehen, allmählich in ein an Interzellularen reiches Parenchym überzugehen, das „parenchyme ventral et parenchyme dorsal“ Louis' bzw. das in Differenzierung begriffene „méristème cortical, Bouygues“. Stärker ausgeprägt sind diese Entwicklungstendenzen bereits in dem Blattanlagenpaar 3, dessen meristematisch bleibende Anteile durch regelmäßige Teilung ihrer Zellen sich vergrößert und beiderseits flügelartige Vorsprünge an den Blattanlagen bewirkt haben. Diese zumeist aus fünf Zellagen bestehenden meristematischen Vorwölbungen erlangen durch weitere Zellteilungen in der Folgezeit ein zunehmend größeres Längenausmaß, wie ein Vergleich mit dem 4. und 5.

Blattanlagenpaar deutlich macht. Diese Gewebepartien stellen die in Anlage begriffene Blattspreite dar, die ihrerseits Leitbündel und Leitbündelanastomosen ausbilden wird, von denen sich die mächtigeren bereits durch Vorwölbungen an der Spreitenunterseite bemerkbar machen. Der übrige,

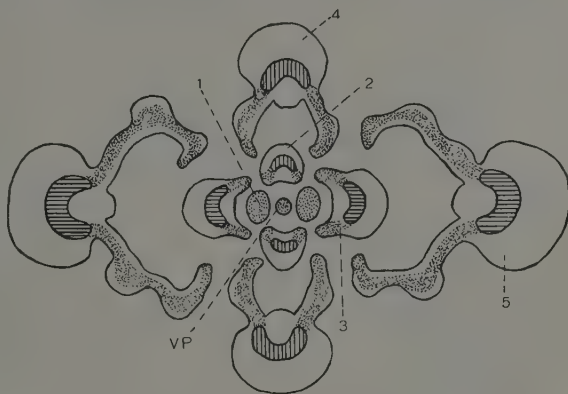


Fig. 2. Halbschematische Querschnitte durch die Spreitenabschnitte verschiedenaltiger Blattanlagen in Höhe des Vegetationspunktes (VP) geführt. 1—5 die aufeinanderfolgenden paarigen Blattanlagen; punktiert meristematische, schraffiert prokambiale Gewebepartien.

Der Anlage nach zuerst in Erscheinung und Differenzierung tretende Abschnitt der jungen Blattanlagen liefert indessen fast ausschließlich Mittelrippe und Blattstiel des späteren Blattes, und es verläuft somit der Entwicklungsgang der Blattanlagen von *Quisqualis indica* in der für pleuroplaste Anlagen typischen Weise.

Der weiteren Differenzierung der als erste angelegten und ausgebildeten medianen Region der Blattanlagen sei in der Folge unsere besondere Beachtung geschenkt. Bei diesen Differenzierungsvorgängen machen sich weitgehende Unterschiede zwischen der ad- und der abaxialen Seite der jungen Blattanlagen geltend. Während nämlich die aus Fig. 2 ersichtliche zunehmende Mächtigkeit der abaxial von der Prokambiumanlage befindlichen Gewebepartien vorwiegend durch Wachs-

tum und Vakuolisierung der dort liegenden Zellen zustande kommt und Zellteilungen dabei eine höchst untergeordnete Rolle spielen¹⁾, sind die in der entsprechenden adaxialen Gewebepartie stattfindenden Vorgänge gänzlich anderer Art. Wie die Abbildungen der Fig. 3 belegen, sind es vornehmlich wiederholte Zellteilungen der ursprünglich wenigen, unmittelbar unter der Epidermis gelegenen Zellschichten, die, wie die Fig. 3 I bis IV belegen, eine allmähliche Erhöhung der Anzahl der Zellschichten

im Querschnitt auf dieser Seite der Blattanlagen bewirken. Da diese Zellteilungen ausschließlich auf die ursprünglich erste und

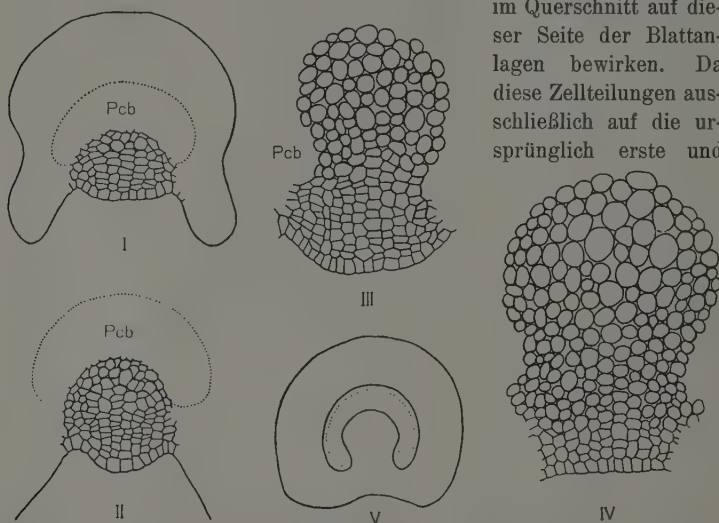


Fig. 3. I—III Zelluläre Wiedergabe der adaxialen Gewebepartien der Blattanlagen 3—5 der Fig. 2. Die Ausbildung und Tätigkeit eines subepidermalen sekundären Meristems ist deutlich zu verfolgen. IV Entsprechende Partie aus dem oberen, abfallenden Abschnitt eines älteren Blattstieles vom schematischen Bau der Abbildung V. Pcb = Prokambium.

zweite subepidermale Gewebeschicht beschränkt bleiben, indes von den neugebildeten Zellen, die dem Prokambiumbündel am nächsten gelagerten fortschreitend unter gleichzeitiger Vakuolisierung und Interzellularenbildung allmählich in den Dauerzustand übergehen, handelt es sich bei diesen Neubildungsvorgängen um die Tätigkeit eines in unmittelbarem Anschluß an die ersten Differenzierungsvorgänge in den jungen Blatt-

1) Es finden nur einige wenige (2—3) Zellteilungen in der unmittelbar an die Prokambiumanlage grenzenden Gewebeschicht und in dieser allein statt, wodurch die Anzahl der peripherwärts gelegenen Gewebeschichten von ca. 5 auf 7—8 erhöht wird.

anlagen gebildeten sekundären Meristems, worauf auch die durch die streng periklinal verlaufenden Teilungswände erzeugten Zellreihen bereits hindeuten (Fig. 3 II, III). Es findet also ein, wenn auch lokal begrenztes kambiales Dickenwachstum statt, dem die adaxiale Region der Mittelrippe hauptsächlich ihre Mächtigkeit verdankt, wie aus einem Vergleich der im selben Maßstab gezeichneten Abbildungen der Fig. 3 klar hervortritt.

Diese Fähigkeit, mit Hilfe eines sekundären Kambiums, eines sog. „*méristème surnuméraire*“, ihre Querschnittsgröße, wenn auch nur partiell, sekundär zu verstärken, kommt bei *Quisqualis indica* jedoch nicht nur der Region der Mittelrippe der Blattanlagen zu, sondern erstreckt sich auch auf die anschließende Region des späteren Blattstieles, wie die Abbildungen IV und V der Fig. 3 belegen. Sie ist vielmehr nach den Untersuchungen von Bouygues eine im Pflanzenreich nicht gar so seltene Erscheinung, wenn sie auch meines Wissens für *Quisqualis indica* bisher noch nicht beschrieben wurde. Beispielsweise findet sie sich auch in Blattstielen von *Aesculus Hippocastanum*, *Acer platanoides*, *Humulus Lupulus* u. a. vor. Doch sei dabei nochmals betont, daß mit der Ausbildung und Tätigkeit eines auf der adaxialen Seite des Blattstieles gelegenen, subepidermalen sekundären Meristems zunächst weiter nichts erreicht wird als eine durch vermehrte Gewebebildung auf der adaxialen Seite bewirkte Vergrößerung der Querschnittsfläche, wie es auch die Abbildungen der Fig. 3 veranschaulichen. Die eingangs erwähnte achsenartige Struktur des unteren Abschnittes des Blattstieles von *Quisqualis indica* steht erst in zweiter Linie mit der sekundären Meristembildung im Zusammenhang, wie auch nach den Untersuchungen von Bouygues eine größere Anzahl von Beispielen beweisen, in denen die durch das sekundäre Meristem gebildeten Zellen zu mehr oder weniger kollenchymatischen Parenchymzellen sich differenzieren, so daß das Gefäßbündelsystem in seiner ursprünglichen, rinnenförmigen Gestalt vollauf erhalten bleibt.

Diese letzterwähnten Vorgänge spielen sich bei *Quisqualis indica* jedoch nur in der oberen, später abfallenden Region des Blattstieles sowie in der Region der Mittelrippe (Fig. 3 IV, V) ab. In der unteren, persistierenden und sodann den Dorn liefernden Blattstielpartie hingegen machen sich in unmittelbarem Anschluß an die Zellbildungsvorgänge des sekundären Meristems mit weiteren Zellteilungen und Differenzierungsprozessen verbundene Vorgänge bemerkbar, die schließlich zur Ausbildung eines geschlossenen, mit einem Kambium versehenen Holz- und Bastringes führen. Die einzelnen Stadien dieses Differenzierungs-

ganges seien an Hand der Fig. 4 näher betrachtet; zuvor jedoch noch ein Blick auf den endgültigen Bau des hinfälligen Abschnittes der Blattstiele von *Quisqualis indica* geworfen, wie er uns aus Abbildungen IV und V der Fig. 3 entgegentritt. Inmitten eines parenchymatischen Grundgewebes findet sich eine im Querschnitt hufeisenförmig gestaltete Leitgewebeanlage vor, die sich allerdings — im Gegensatz zu den Sproßachsen — nicht zu dem als Familiencharakteristikum betrachteten bikollateralen Gefäßsystem, sondern zu einer einfachen kollateralen Leitgewebepartie ausbildet. Verhältnisse, die auch Heiden bei *Quisqualis sienensis* bestätigt. Lediglich an den beiden Enden des hufeisenförmigen Querschnittsbildes greifen die Phloëmpartien von der Ventralseite etwas auf die Dorsalseite über und sind dort auch später noch als isoliert verlaufende Längsstreifen zu bemerken. Diese in der Fig. 3 V und in der Fig. 4 I wiedergegebene Struktur besitzt der Blattstiel unseres Untersuchungsobjektes zunächst in seiner gesamten Ausdehnung, um sie in seinem oberen Abschnitt — abgesehen von der endgültigen Differenzierung der zur Zeit noch teilweise mehr oder weniger meristematischen Gewebe — dauernd beizubehalten. In der unteren, persistierenden Blattstielregion dagegen spielen sich bei der Differenzierung der aus dem adaxialen sekundären Meristem gebildeten Zellen noch weitere Vorgänge ab, die wir vielleicht am besten an Hand einer Querschnittsserie, und zwar in basalwärts fortschreitender Folge betrachten können, da infolge der kegelförmigen Gestaltung des späteren Holzkörpers eine derartige Schnittfolge annähernd dieselben Entwicklungsstadien wieder aufzeigt, die zur Bildung des Leitgeweberinges führten. Die einzelnen Abbildungen der Fig. 4 stellen in basalwärts fortschreitender Folge in schematischer (I—VIII) und zellulärer (I'—VI') Wiedergabe Querschnitte bzw. Ausschnitte vom persistierenden Teil ein und desselben Blattstieles dar.

Bei deren Betrachtung wird deutlich, daß die Öffnung des im Querschnitt ursprünglich hufeisenförmig gestalteten Leitgewebeanteiles durch Modifizierung der zwischen den beiden Rändern gelegenen Gewebzone fortschreitend immer mehr verengt wird (Fig. 4 I—III, I'—VI'), wobei das betreffende, durch die Tätigkeit des subepidermalen Meristems entstandene, inzwischen etwas kleinzelliger gewordene Gewebe durch entsprechende Zellteilungen immer mehr kambialen Charakter annimmt. Schließlich kommt es auf diese Weise zu einer typisch kambialen Verbindung der beiden Randzonen des Leitungsgewebes (Fig. 4 IV', V', VI') und damit nach Differenzierung dieser Zellen zur Ausbildung eines geschlossenen Leitgeweberinges. Durch die Tätigkeit

dieses Leitgewebekambiums wird eine stetige Dickenzunahme dieser Blattstielregion auch noch nach dem Laubfall ermöglicht, wie die im gleichen Maßstab wie die übrigen schematischen Abbildungen der Fig. 4 gezeichneten Abbildungen VII und VIII klar hervortreten lassen. Durch

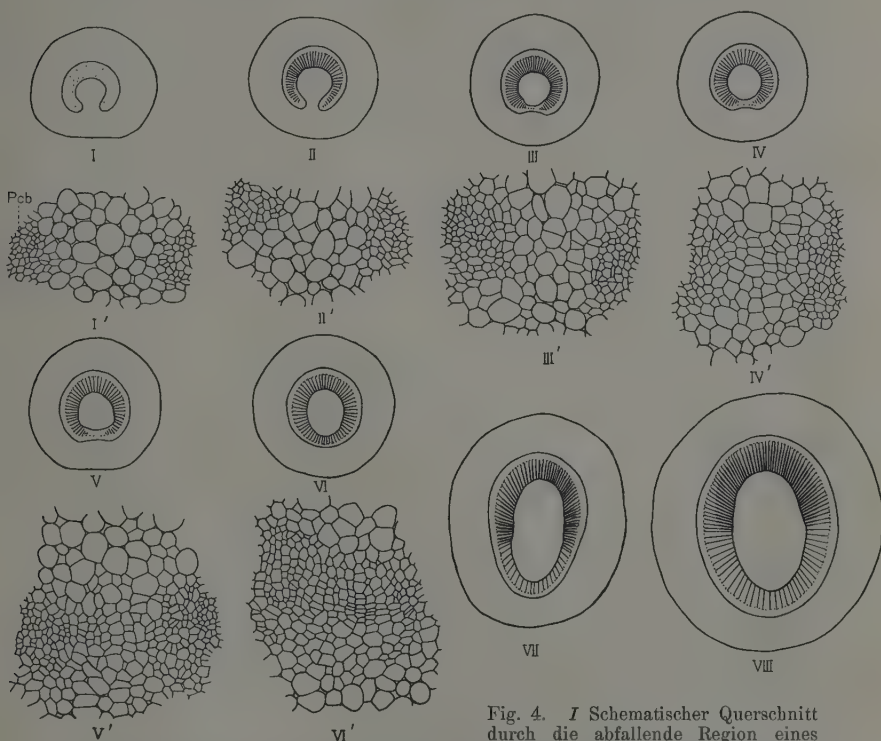


Fig. 4. I Schematischer Querschnitt durch die abfallende Region eines jungen Blattstieles. II—VIII in basalwärts fortschreitender Richtung aufeinanderfolgende schematische Querschnitte durch den persistierenden Abschnitt desselben Blattstieles, die Bildung eines geschlossenen Holz- und Bastringes sowie deren Erweiterung veranschaulichend. Die Abbildungen I' bis VI' geben die den Schlußstellen des späteren Leitgeweberinges entsprechenden Gewebezonon der Abbildungen I—VI zellulär wieder und veranschaulichen dabei gleichzeitig den Vorgang der Ringbildung. Näheres s. im Text. Pcb = Prokambium.

öfters eingeschaltete, radial orientierte Teilungswände in den Kambiumzellen — besonders im Bereich der neugebildeten Schlußzone — wird eine zunehmende Erweiterung des Leitgeweberinges veranlaßt, was sich besonders auf Querschnitten in der Überführung der ursprünglich runden Querschnittsform in die einer mehr oder weniger gestreckten Ellipse

kundgibt. Die übrigen, ebenfalls der Tätigkeit des sekundären Meristems entstammenden, jedoch nicht im Bereiche der Verbindungszone der ursprünglichen Leitgeweberänder gelegenen Zellen zeigen im Gegensatz dazu alsbald Interzellularenbildung und gehen allmählich in den Zustand differenzierter Parenchymzellen über; Verhältnisse, die denen in der oberen, abfallenden Blattstielpartie sowie denen in der Region der Mittelrippe vollauf entsprechen. Somit haben auch für *Quisqualis indica* die Worte Gültigkeit, die Bouygues in der Zusammenfassung am Ende seines 1. Kapitels anführt: „Lorsque l'arc inférieur rejoint ses bords et se ferme en un anneau complet cette fermeture s'opère non par étranglement, mais au contraire par l'adjonction, à l'arc inférieur, de faisceaux libéro-ligneux fusiformes, qui se développent aux dépens du méristème vasculaire d'origine corticale, différant du méristème vasculaire proprement dit par son origine, son mode de développement et par l'époque de la différenciation“ (p. 68).

Der ursprüngliche, d. h. primäre und rinnenförmig gestaltete Leitgewebeanteil, der im oberen, später abgeworfen werdenden Abschnitt des Blattstieles allein ausgebildet ist und hier auch ein geringes sekundäres Dickenwachstum aufweist, ist dennoch auch in der basalen Blattstielzone später noch immer kenntlich. Einerseits sind nur in seinem Bereiche die unregelmäßig angeordneten Xylemprimanen ausgebildet, während im übrigen Teile des Querschnittes die Gefäße infolge ihrer Entstehung aus einem typischen sekundären Kambium von Anbeginn in den bekannten radialen Reihen angeordnet erscheinen und ohne Vermittlung von Primanen an das zentrale Parenchym grenzen. Andererseits ist in dem primären Leitgewebeanteil durch seine frühzeitigere Bildung die Anzahl der einer kambialen Zellreihe angehörenden sekundären Holzelemente anfangs größer als in den angrenzenden Abschnitten, und ebenso ist dort eine stärkere Ausbildung der Wandverdickungen sowie der Ligninreaktion nachweisbar, wie es auch in den Abbildungen VII und VIII der Fig. 4 durch stärkere und schwächere Schraffur auszudrücken versucht wurde. Doch erweist sich bezüglich älterer Dornen von all den genannten Kriterien lediglich das des Vorhandenseins oder Fehlens der Xylemprimanen als ausschlaggebend für die Bestimmung des primären Leitgewebeanteiles, da die übrigen angeführten Unterscheidungsmerkmale mit zunehmendem Alter nach und nach ausgeglichen werden. Trotzdem ist der Leitgewebering „qui souvent semble homogène à l'état adulte, en réalité formé de deux parties: l'une disposée en arc ouvert, normale, l'autre formant plage de fermeture, anormale“ (Bouygues, p. 43).

Dieser primäre Leitgewebeabschnitt steht allein mit dem Leitgewebe des abfallenden Blattstielfeiles und damit mit der Blattspreite in kontinuierlichem Zusammenhang, indes die den Ringschluß bewirkenden, sekundären Leitgewebepartien nach oben zu rasch an Umfang abnehmen und unter allmählicher Wiederherstellung der ursprünglichen, primären Leitgewbeanordnung auseinander endigen, wie die Abbildungen IV—I der Fig. 4 belegen. Mit dieser Tatsache steht auch die kegelförmige Gestalt der späteren, fast ausschließlich aus dem sekundären Holzkörper bestehenden Dornen in engstem Zusammenhang. Bei dieser Gelegenheit sei nochmals betont, daß anlagemäßig der offene Leitgewebebogen auch für die später einen geschlossenen Leitgewebering besitzende Basalzone des Blattstieles die primäre Form darstellt. Der geschlossene Leitgewebering ist auch dort nie von Anfang an vorhanden, sondern kommt erst sekundär zustande aus Bildungen jenes sekundären Meristems, dessen Vorhandensein und Tätigkeit wir auch im abfallenden Teil des Blattstieles und in der Region der Mittelrippe der Spreite von *Quisqualis indica* nachweisen und als ausschlaggebend für deren „Erstarkung“ bezeichnen konnten.

Die große Festigkeit der späteren Dornen wird durch besondere Ausbildung des sekundären Holzzuwachses erreicht, in dem neben den ausschließlich auf die schmalen Markstrahlen beschränkten Parenchymzellen sehr dickwandige Holzfasern durchaus überwiegen, zwischen die die trachealen Elemente nur vereinzelt eingestreut erscheinen. So ist es wenigstens in dem sekundären Anteil des basalen Leitgeweberinges, der somit, seiner späteren Verwendung entsprechend, mehr festigende Funktionen zu erfüllen hat. Im primären Anteil hingegen, der allein die Stoffleitung zwischen Spreite und tragender Achse vermittelt, ist auch die Anzahl der trachealen Elemente verstärkt. Das Abwerfen der Blattspreite samt oberer Blattstielhälfte erfolgt in der zumeist durch eine leichte Einreißung (Fig. 1 I) kenntlichen Zone, die bereits an jungen Blattanlagen über die gesamte Organbreite hinweg durch Kleinzeligkeit und Zartheit der Zellwände charakterisiert ist (Hypoplasie?). Da dabei kein Zerreißen der Zellen noch hyperplastisches Wachstum derselben zu beobachten ist, erfolgt der Trennungsvorgang entweder nach dem Rundzellen- oder dem Mazerationsmechanismus Löwis.

Ehe wir nach Untersuchung der Anlage und Entwicklung der Blattstieldornen von *Quisqualis indica* die wesentlichsten Gesichtspunkte nochmals kurz zusammenfassen, sei es vorerst noch gestattet, vergleichsweise einen Blick auf die entsprechenden Verhältnisse an den (nicht windenden) Seitenzweigen nächsthöherer Ordnung zu werfen. In p. 427

war bereits das etwas abweichende Verhalten derselben erwähnt und dabei angeführt worden, daß es hier zu keiner Ausbildung von Blattstieldornen kommt.

Die anatomische Untersuchung der basalen, erhalten bleibenden Blattstielzone jener Seitensprosse vermag uns denn auch — nach Kenntnis der Verhältnisse an den Dornen ausbildenden Blattstielen — einen deutlichen Hinweis darauf zu geben, warum hier die Bildung von Blattstieldornen unterbleibt. Der Querschnitt durch diese Stielzone bietet nämlich ein gleiches Bild, wie es in Fig. 3 IV, V dargestellt ist; d. h. die Blattstiele der Seitensprosse höherer Ordnung von *Quisqualis indica* zeigen in ihrem Gesamtverlauf, sowohl in ihrem persistierenden als auch in ihrem später abfallenden Abschnitt, vollauf gleichen Bau. Wohl findet auch hier, wie in der Region der Mittelrippe der pleuroplasten Blattanlagen, die Bildung eines subepidermalen, die „Erstarkung“ der betreffenden Blattabschnitte bewirkenden sekundären Meristems statt. Die durch dieses Meristem gebildeten Zellen differenzieren sich jedoch auch in der kurzen, erhalten bleibenden Blattstielregion, d. h. demnach in ihrer Gesamtheit, zu Parenchymzellen, so daß es in der Basalzone des Blattstieles nicht zur Bildung eines geschlossenen Leitgeweberinges kommt. Damit fehlt eine Grundbedingung zur Ausbildung von Blattstieldornen, die nach dem Typus der vorbesprochenen Dornbildung gebaut sind¹⁾.

Aus der Gegenüberstellung der anatomischen Strukturverhältnisse, die einerseits bei dornenbildenden, andererseits bei nicht dornenbildenden Blattstielen von *Quisqualis indica* angetroffen werden, ergibt sich somit die Feststellung, daß die Fähigkeit, ein sekundäres, subepidermales Meristem innerhalb der sich entwickelnden Blattanlagen ausbilden zu können, wohl Voraussetzung zur Ausbildung der Blattstieldornen ist, daß letztere aber nur in solchen Fällen verwirklicht werden kann, in denen ein Teil des durch dieses Meristem gebildeten Gewebes — unter Umbildung zu einem Leitgewebekambium — das ursprünglich rinnenförmig gestaltete Leitungsgewebe des Blattstieles zu einem geschlossenen Leitgewebering ergänzt, der sodann durch die Tätigkeit seines Kambiums erheblich in die Dicke zu wachsen vermag. Damit dürften Bedingungen und Entwicklungsverlauf der Blattstieldornen von *Quisqualis indica* genügend klar gelegt und gleichzeitig von den eingangs erwähnten zweierlei Möglichkeiten ihrer Bildung die zweitgenannte, die der Zurückführung auf sekundäre Vorgänge, als die richtige erkannt

1) In diesem Falle könnte es höchstens zur Ausbildung von Dornen kommen, die einen analogen Bau wie die von Goebel für *Fouquieria columnaris* beschriebenen besitzen (p. 1632).

sein. So bleibt auch im Falle von *Quisqualis indica* die — mit Ausnahme der Gramineen — innerhalb der Phanerogamen einheitliche Beteiligung nur zweier Histogene am Aufbau junger Blattanlagen voll auf gewahrt.

Literaturverzeichnis.

- Bouyguès, H., Structure, origine et développement de certaines formes vasculaires anormales du pétiole des Dicotylédones. Actes Soc. Linn. Bordeaux **57**, 41 (1902). — Ders., Sur l'origine et la différenciation des méristèmes vasculaires du pétiole. C. R. Acad. Sc. Paris **134**, 438 (1902). — Brandis, D., Combretaceae, in Engler-Prantl: Die natürlichen Pflanzenfamilien III, 7, p. 106. Leipzig 1898. — Engler, A. und Diels, L., Monographien afrikanischer Pflanzenfamilien und -gattungen, herausgeg. von A. Engler. Band Combretaceae, bearb. von A. Engler und L. Diels. Leipzig 1899. — Goebel, K., Organographie der Pflanzen, 3. Aufl., Bd. III. Jena 1933. — Heiden, H., Anatomische Charakteristik der Combretaceen. Bot. Zentralbl. **55/56**, 353 (1893). — Helm, J., Untersuchung über die Differenzierung der Sprosscheitelmeristeme von Dikotylen unter besonderer Berücksichtigung des Procambiums. Planta **15**, 105 (1931). — Holmes, E. M., The arrow poison of the Pigmies, part II in: Pharm. Journ. and Transact., 3. ser. **21**, 920 (1890/91). — Löwi, E., Untersuchungen über die Blattablösung und verwandte Erscheinungen. Sitzungsber. Wiener Akad. math.-naturw. Kl., 1. Abt. **116**, 983 (1907). — Louis, J., L'ontogénèse du système conducteur dans la pousse feuillée des Dicotylées et des Gymnospermes. La Cellule **44**, 87 (1935). — Petersen, O. G., Über das Auftreten bikollateraler Gefäßbündel in verschiedenen Pflanzenfamilien und über den Wert derselben für die Systematik. Engl. Bot. Jahrb. **3**, 359 (1882). — Pfeiffer, H., Die pflanzlichen Trennungsgewebe. Handb. d. Pflanzenanat., herausgeg. von K. Linsbauer, 1. Abt., 2. Teil: Histologie, Bd. V, 4. Berlin 1928. — Prantl, K., Studien über Wachstum, Verzweigung und Nervatur der Laubblätter, insbesondere der Dikotylen. Ber. Deutsch. Bot. Ges. **1**, 280 (1883). — Schenk, H., Beiträge zur Biologie und Anatomie der Lianen. Bot. Mitt. aus den Tropen, herausgeg. von A. F. W. Schimper, Heft 4. Jena 1892. — Treub, M., Observations sur les plantes grimpantes du Jardin Botanique de Buitenzorg. Ann. Jard. Bot. Buit. **3**, 180 (1883). — Velenovský, J., Vergleichende Morphologie der Pflanzen II. Prag 1907. — Wettstein, R. von, Handb. d. systemat. Bot. Leipzig und Wien 1935.
-

Über den Bau der Hymenolichenen und eine neue zu ihnen gehörende Gattung.

Von F. Tobler (Dresden).

Mit 7 Abbildungen im Text.

I. Über den Bau von Hymenolichenen.

In den systematischen Darstellungen der Hymenolichenen wird bei der allgemeinen Beschreibung bisher zwar das Lager einigermaßen beschrieben und natürlich der Form der Sporenbildung gedacht. Dagegen findet sich z. B. bei Zahlbruckner (1926) keinerlei Beschreibung des anatomischen Baues des Thallus. Und auch die Einteilung der Familie, beziehungsweise die Bestimmungstabelle, beschränkt sich auf die Gonidien, und lediglich für die Gattungen *Cora* und *Corella* wird als Unterscheidungsmerkmal angegeben, daß bei der ersteren die Gonidien die Mitte des Lagers einnehmen, bei der letzteren auf der oberen Partie gelagert sind. Diese Unterscheidung, glaube ich, bedarf einer besonderen Überlegung. Ich habe kürzlich (1937) dargelegt, daß Pilze aus der Gruppe der Polyporeen auch bei uns eine gewisse Neigung haben, mit Algen in Verbindung zu treten, und es ist schon bei der Betrachtung und Beschreibung der wenigen bekannten Hymenolichenen bezeugt worden, daß bei ihnen der Charakter des Pilzes, und zwar einer *Thelephora*, außerordentlich deutlich erhalten geblieben ist. Wenn man aus meinen Darlegungen die Anschauung erhalten kann, daß die Polyporeen zur Flechtenbildung befähigt seien, so würde dazu auch die gebliebene deutliche Erkennbarkeit des Charakters einer *Thelephora* bei den sicher anerkannten Hymenolichenen gut passen. Es ist klar, daß in diesem Falle die Flechtenbildung als umsoweiter fortgeschritten angesehen werden darf, je tiefer die Algen im Thallus eingebettet erscheinen. Und so würden also die von mir beschriebenen Fälle sich als Vorstufen der bereits beschriebenen Hymenolichenen erweisen.

Die Angabe über die Lagerung der Gonidien bei *Cora* besteht zu Recht. Das an verschiedenen Stellen wiedergegebene Bild eines Schnittes durch den Thallus nach Johow (bei Nienburg 1926) ist freilich sehr unvollkommen. Es hat sich aber nach dem ersten Unter-

sucher wohl niemand die Mühe genommen, sorgfältige Schnitte herzustellen. Es dürfte deshalb begrüßt werden, wenn der anatomische Befund bei *Cora* durch ein neuzeitliches Bild ersetzt wird (Fig. 1). Man sieht darin, daß die Gonidien in der Tat sogar ungewöhnlich tief eingesunken sind, während sich auf der Oberfläche gleichzeitig ein festes Gefüge, wenn auch nicht in der Weise, wie man aus dem Johowschen Bild vermuten könnte, mit senkrecht nach oben gestreckten Hyphen, entwickelt.

In diesem Zusammenhang dürften einige Überlegungen über grundsätzliche Unterschiede im Bau des Flechtenkörpers und zugleich über verschiedenartiges Zustandekommen der Flechten, angebracht sein. Auch Nienburg (1926) hat richtig unterschieden, daß Flechten mit Algen als formbestimmendem Faktor zu trennen seien von denen mit Pilz als formbestimmendem Faktor. Es ist klar, daß die besten Beispiele für die erste Gruppe die Gallertflechten die Gallertflechten bilden, bei denen wir ja

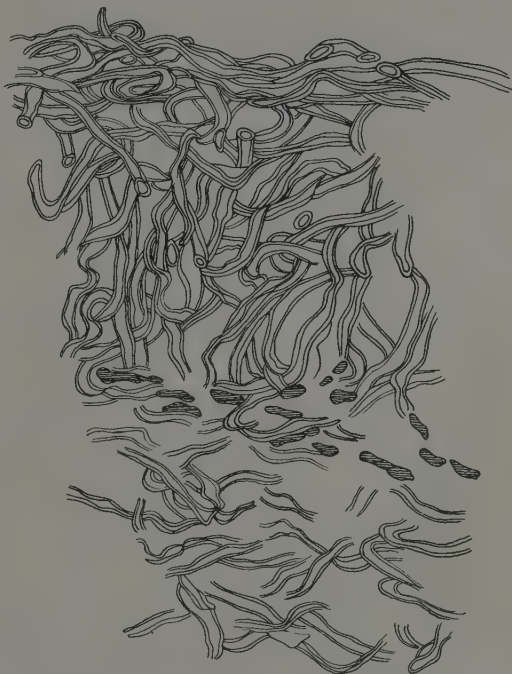


Fig. 1. Vertikalschnitt durch den Rand von *Cora Pavonia*. Vergr. 320 \times .

bekanntlich es mehr mit einer Algengallerte zu tun haben, in die Pilzhypen eingebettet sind. Die zweite Gruppe würde die meisten Krusten- und Laubflechten, auch sogenannte Strauchflechten usw. umfassen, bei denen das Vorkommen der Algen sich auf eine in der Regel unter einer festeren Oberflächenschicht von Pilzen gelegene Gonidienschicht beschränkt. Nienburg rechnet aber zu der ersten Gruppe (Algen als formbestimmender Faktor) auch die Hymenolichenen und bringt in diesem Zusammenhang eben dieses alte Bild von Johow. Ich kann dieser

Meinung nicht beipflichten und glaube, daß lediglich die mangelhafte alte Darstellung zu einem Irrtum an dieser Stelle Anlaß gegeben hat. Das von mir in Fig. 1 gebrachte neue Bild läßt zur Genüge erkennen, daß bei *Cora* tatsächlich die Einbeziehung der Algen soweit gediehen ist, daß sie einen festen Platz in einer tiefliegenden Schicht gefunden haben. Gleichzeitig ist dort aber auch eine Sonderung und Unterschiedlichkeit der Pilzhypphen gut erkennbar: Von einer losen Sohle aus wird das Pilzgeflecht nach oben hin allmählich zusammenhängender, um schließlich eine Art Decke auf der Oberfläche zu bilden. Es braucht uns bei dieser Auffassung nicht zu stören, daß jene loseren Zusammenhänge zwischen Polyporeen und Algen, auf die ich früher hindeutete, noch nichts Ähnliches zeigen. Sie sind aber durchaus willkommen als Anfangsstufen einer Entwicklung, als deren gegenwärtigen Abschluß wir die *Cora* anzusehen hätten.

Wie die Sachlage bei *Dictyonema* aufzufassen ist, ist schwerer zu entscheiden, und ich selbst habe dafür noch kein neues Material beizubringen. Nach Metzner (1934) kann die alte Auffassung, nach der hier sowohl Pilz wie Alge formbildend sein könnten, nicht aufrechterhalten werden; der Pilz gibt die Form auch hier an. Nur ist bei *Dictyonema* (und ähnlich bei Metzners neuer Gattung *Rhipidonema*) die Lage insofern anders, als es sich dort um fadenartige Gonidien handelt, die bei ihrem großen Umfang, verglichen mit Pilzhypphen, allerdings entweder stärker mitformbildend wirken können, oder aber, nur lose eingebettet und jedenfalls nicht auf eine engere Schicht beschränkt erwartet werden dürfen. Man muß sich also über dieses Objekt die Klarstellung noch frei halten. Das Wettsteinsche Bild (bei Zahlbruckner 1926) ist insofern nicht ganz maßgebend, als es sich dabei um das Hymenium handelt, und nicht um einen sterilen Thallus, von dem anscheinend kein brauchbares anatomisches Bild vorhanden ist.

Ein anderes Gesicht bekommt aber die gesamte Auffassung nun durch die notwendige Hereinbeziehung einer weiteren Flechte in den Kreis der Hymenolichenen. Es handelt sich dabei um die früher unter dem Namen *Chiodecton sanguineum* beschriebene Flechte, die sich, wie ich bereits 1936 angab, als Hymenolichene erweist und jetzt den Namen *Herpothallon sanguineum* bekommt. Gerade bei ihr ist die anatomische Untersuchung erstmalig ausführlich vorgenommen und vermag dazu zu dienen, nicht nur ihr, auch abgesehen von der aufgefundenen Schnallenbildung, einen Platz neben den anderen Hymenolichenen zu verleihen, sondern auch, gerade auf Grund des Thallusbaues, zu erklären, warum

sie bislang, obwohl nicht fruchtend bekannt, zu den Ascolichenen gestellt worden ist.

Die an Mikrotomschnitten vorgenommene Untersuchung hat manches Kennzeichen zutage gebracht, das eine erfreuliche Einfügung bei den wenigen anderen Hymenolichenen erlaubt (übrigens auch zu einer ähnlichen gründlichen und die heutigen Merkmale der Hymenolichenen besser als bisher hervorziehenden Bearbeitung bei den anderen Gattungen dringend rät!). Wie die Flechte eigentlich in die Gattung *Chiodecton* aufgenommen worden ist, bleibt schwer verständlich. Denn die auch nach Wainio als einmal gefunden angegebenen Früchte konnten dafür nicht genügen, auch wurde dieser Fund frühzeitig bezweifelt, aber dennoch rüttelte niemand an dem Platz innerhalb des Systems der Flechten. Vernünftigerweise hätte man die Pflanze längst unter die mangelhaft bekannten oder unvollkommenen Flechten einreihen und ihr damit andere Rechte vorbehalten sollen. Mich hat sie zuerst in Brasilien gefesselt, da sie dort wohl jedem Reisenden durch die prachtvolle Rotfärbung der Thalli auf Baumrinden, aber auch auf Moosen auffällt. Mir erschien ihr lockerer Bau beachtenswert und machte sie für Kulturversuche und biologische Beobachtungen empfehlenswert. So gelang es mir, die in diesem Fall etwa von dem Verhalten anderer (Ascomycet-)Flechten abweichende Beziehung zwischen Pilz und Alge zu klären, die Mehrzahl der vorkommenden Gonidienarten genauer vorzuführen und zugleich die starken äußeren Unterschiede im Aussehen des Thallus zu begründen (Tobler 1931, 1). Die stärkst roten Thalli oder Teile davon, vor allem die aus der Fläche oft zahlreich hervorbrechenden Pusteln lebhaft roter Farbe, erwiesen sich hier als die mehr oder weniger gonidienfreien, die weißen Thalli oder Teile (Mitten der Thalli) als die etwas stärker gonidienführenden und endlich die grau-grünen, ja grünen als die am meisten davon beherbergenden. Im allgemeinen zeigen sich die sehr flach der Unterlage, falls diese Rinde ist, anliegenden Thalli sehr deutlich mit einer roten Randzone (Vorlager) versehen. Kriecht der Thallus in lockerem Bau über Moose dahin, so ist er meist überhaupt röter und einheitlicher, auch eher wulstig zu nennen. (Man wird an die Metznersche Klärung der Standortmodifikationen bei *Dictyonema* erinnert!) Aus den flachen Thalli brechen fast stets und besonders in der Mitte, jene ca. $\frac{1}{2}$ mm hoch werdenden pyramidenförmigen Erhebungen hervor (Pusteln gleichend), die niemals Gonidien enthalten und früher als „Isidien“ beschrieben worden sind. Auf den mutmaßlichen besonderen Stoffwechsel der wenig gleichmäßig gebauten Thalli und die darin liegenden Gründe für die verschiedene Färbung an einem

Thallus oder bei verschiedenem Standort deutete ich in einer weiteren Mitteilung hin (Tobler 1931, 2). Um des Versuches willen, die abweichenden äußeren Bilder des Thallus an verschiedenen Fundorten mit der Natur der Standorte in Beziehung zu bringen, studierte ich die geographische Verbreitung der Flechte und die Art ihres Vorkommens ausführlicher (Tobler 1936). Und heute kann ich nun den feineren Bau jener verschiedenen Zonen oder Thalluserscheinungen endgültig durch Bilder erläutern¹⁾.

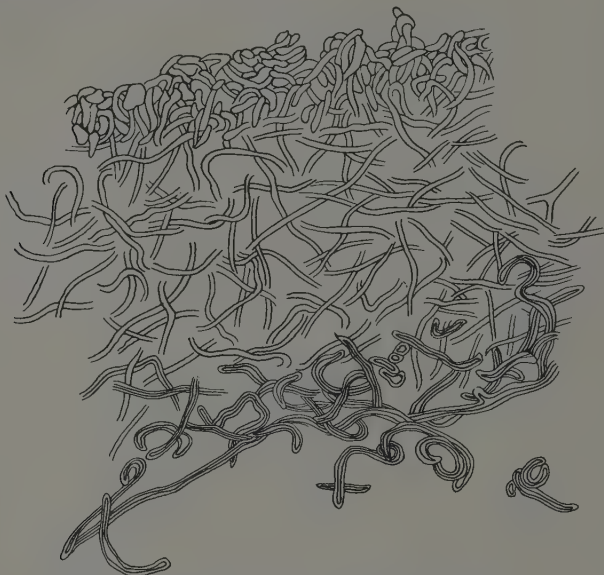


Fig. 2. Vertikalschnitt durch einen roten Thallus von *Herpothallon sanguineum*, Sohle und Oberschicht zeigend. Vergr. 320×.

Fig. 2 zeigt den Schnitt durch den rein roten Rand einer Flechte auf Rinde. Man kann eine schwach rindenähnliche, dichter gefügte obere Schicht von einem lockeren Mark und einer darunter liegenden kriechenden Sohle gut trennen. Die Hyphen der obersten Schicht sind verhältnismäßig zart und also nicht eigentlich rindenartig wie sonst bei den Ascolichenen so häufig; der mittlere Teil ist sehr locker, die Hyphen der Sohle sind sehr dickwandig und vielfach gekrümmt.

1) Ich danke Herrn cand. nat. Junges für die Ausführung der ausgezeichneten Bilder.

Fig. 3 gibt als Ergänzung zu Fig. 1a den Schnitt durch die Pusteln. Es handelt sich um die lebhaftest wachsenden Stellen des Thallus. In

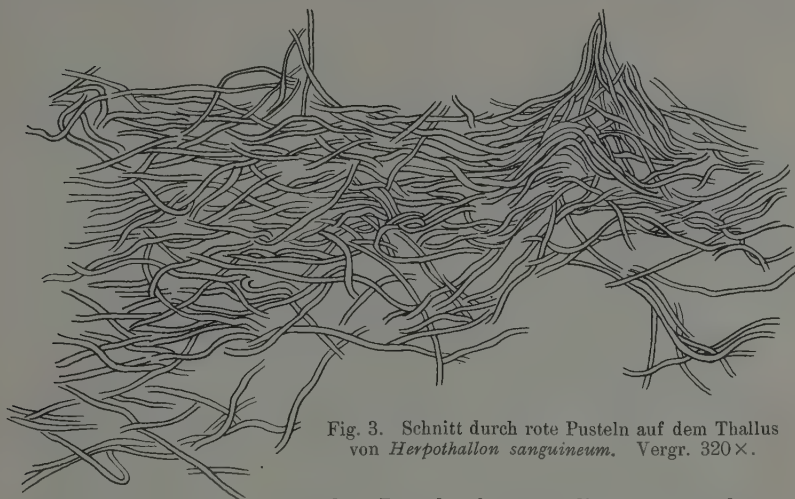


Fig. 3. Schnitt durch rote Pusteln auf dem Thallus von *Herpothallon sanguineum*. Vergr. 320 \times .

den Pusteln drängen die zarten und gestreckten Hyphen punktwise nach außen und oben, es fehlt die schwach abschließende gleichfalls aus zarten, aber gegliederten Hyphen bestehende obere Schicht gänzlich. Mit den „Zotten“ bei *Dicthyonema* (Metzner 1934) haben diese Gebilde nichts gemein, weil sie keine Gonidien enthalten.

Fig. 4 ist das Bild des Schnitts durch den weißen Thallus oder Thallusteil. Der Unterschied von Fig. 2 liegt im

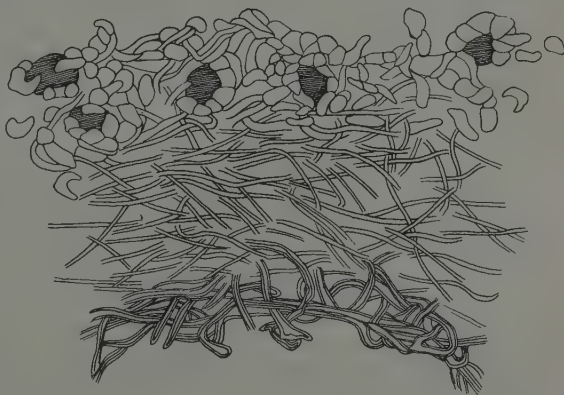


Fig. 4. Vertikalschnitt durch einen weißen Thallus von *Herpothallon sanguineum*. Mit Gonidien in der Oberschicht! Vergr. 320 \times .

Vorkommen der Gonidien, die in der obersten Schicht erscheinen. Das ist der wesentlichste Punkt gegenüber der Anatomie der Ascolichenen,

mit denen man die Flechte bisher zusammenzustellen beliebte! „Mark“ und „Sohle“ sind ähnlich wie bei Fig. 2. Sehr wichtig ist, daß die obere Gonidien enthaltende Schicht auch hier (wie immer bei den Flechten) die kürzesten Glieder zeigt und damit nicht nur gegenseitige Verklebung, sondern auch die Umspinnung der Gonidien herbeiführt, die im übrigen meist auf den hier untersuchten Stücken zu *Trentepohlia* gehören, wenn sie auch gelegentlich nur wenig Zellen auf einem Schnitt im Algenfaden aufweisen.

Interessant ist nun, daß, wie Fig. 5 lehrt, beim Schnitt durch die grünlichen Thallusteile (im allgemeinen sind solche selten und standortsbedingt

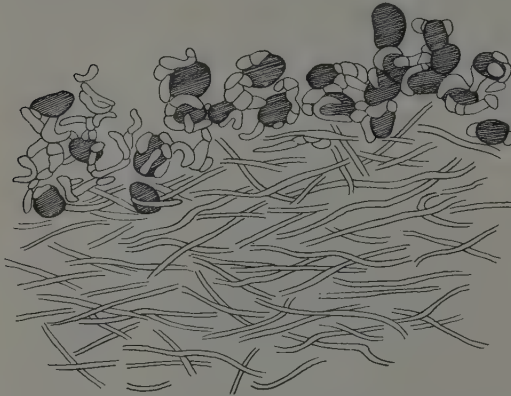


Fig. 5. Vertikalschnitt durch einen grünen Thallus von *Herpothallon sanguineum*. Reichlich Gonidien, lockere Oberschicht! Vergr. 320×.

wie es scheint) dort die Gonidien wohl zahlreicher auftreten, aber die sie umspinnenden, jener oberen Schicht angehörenden, Hyphen weicher dicht liegen als auf Fig. 4 im weißen Thallus. Ihre Funktion als Greifer um die Algen ist völlig einwandfrei und sie beschränken sich fast nur auf diese.

Einige Übergänge

von den in den Ausmaßen so verschiedenen Hyphen zueinander, auch die Eigenheit der Sohle mit einer Art von Haftplatten, läßt endlich Fig. 6 erkennen. Es treten dabei seltsame Formen von Verzweigungen auf, sehr plötzliche Änderungen der Durchmesser und dgl.

Der anatomische Gesamtbefund ist also ein gänzlich anderer als bei den Ascolichenen. Die Dreiteilung der Schichtung ist zwar vorhanden, aber ganz anders — schon durch die Lage der Gonidien in der obersten (äußersten) Schicht — als wir es gewohnt sind. Nienburg (1926) hat in seiner Flechtenanatomie (S. 29) zwar die bekannte Formgebung der Gruppe *Cora-Dictyonema-Laudatea* nach Johow geschildert und darauf hingewiesen, wie bei flachem Wuchs der Symbiose der Thelephoree mit der Alge die letztere überwiegt und der Pilz sich

nicht radial wie sonst auszubreiten vermag. Aber eine eigentliche anatomische Untersuchung hat weder Johow, noch Nienburg vorgenommen. Und dennoch führt er diese bis dahin einzigen Hymenolichenen unter denen auf, die die Algen als formbestimmenden Faktor zeigen. Das ist für mein Objekt, als das zur Zeit vielleicht bestuntersuchte, deutlich nicht der Fall. Zugleich aber paßt sich dieser Befund dem bei *Cora* recht gut an, so daß in dieser Bauart eine Eigenheit, ein Merkmal, der weitest entwickelten Hymenolichenen gesehen werden darf.

Ich gewinne von *Herpothallon* folgende Vorstellung: Pilz und Alge sind gewiß nur locker zusammengefügt, wenigstens lockerer als bei den meisten Ascolichenen. Aber der mit einer durchaus erkennbaren und regelmäßig wiederkehrenden Schichtung bestimmter Art versehene Pilz nimmt die Algen als Gonidien oberflächlich auf. Er vermag sie dann genau so sorgfältig zu umspinnen wie andere Flechtenpilze es tun. Aber auch diese Umspinnungen bilden die oberste Thallusschicht. Wo er am lebhaftesten und allein wächst — Thallusrand (Vorlager) und Pusteln —, kommt es noch nicht zu jener enger verflochtenen Schicht, und die Algen sind also vielleicht der

Anstoß zu jener gestaltlichen Abweichung der Hyphen. Auf jeden Fall aber ist der Thallus in seiner Form vom Pilz bestimmt.

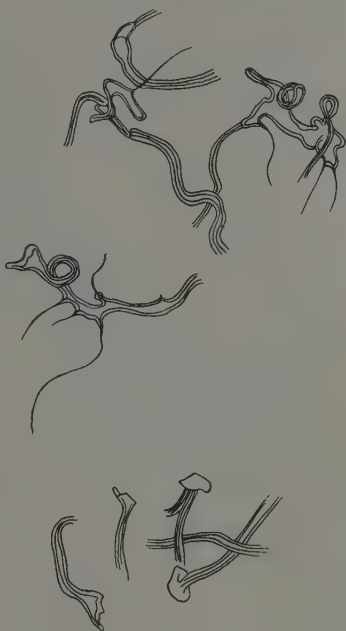


Fig. 6. Übergänge von Sohlenhyphen zu zarteren. Vergr. 320×.

II. Die neue Hymenolichenengattung.

Ich erwähnte oben das verschiedenartige Vorkommen der Flechte auf Rinden und auf Moosen. Das letztere halte ich für das biologisch besonders wichtige: hier ist der Bau noch sehr locker, eine flächenhafte Gestaltung kommt noch kaum zur Erscheinung, der Pilz kriecht über die Moosstengel hin. Einen solchen Thallus gibt Fig. 7 wieder. Andre Habitusbilder (auf Rinden) finden sich bei Tobler 1931, 1 und in dort erwähnter Literatur. Die am meisten bekannt gewordenen sind aber

jene auf Rinden aufliegenden Thalli, die umso flacher werden, je mehr sie ins Grünliche übergehen. Solche zeigen auch stets deutlich Vor-

lager und die prachtvoll sich in Farbe unterscheidenden Zonen wie sie auch sonst schon abgebildet wurden (z. B. Tobler 1931, 1).

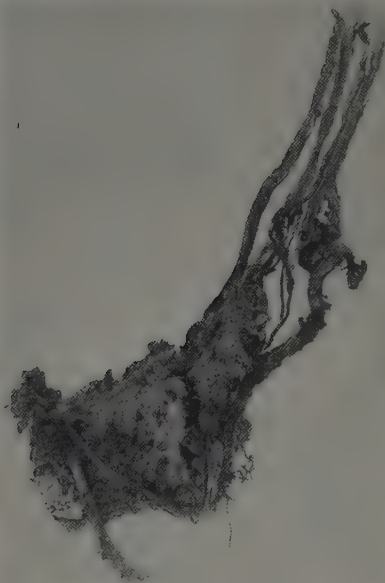


Fig. 7. Thallus von *Herpothallon sanguineum*, auf Moos kriechend. Itatiaya (Brasilien). Nat. Gr.

Irgendwelche Basidien habe ich bisher nicht gefunden. Das kann indes auch eine Eigenheit des immerhin stark zur Flechte werdenden Pilzes sein. Umso wertvoller sind aber grade dann die in der mittleren Partie der festeren Thalli aufgefundenen Schnallen. Sie bestätigen nur, daß es sich um Basidiomyceten als Pilze handelt. Doch würde selbst ohne das die außerordentlich starke anatomische Besonderheit gegenüber anderen Flechten (*Chiodecton*!) genügen, um der Pflanze eine besondere Stellung einzuräumen. Ich habe sie wegen des Kriech-

thallus „*Herpothallon*“ getauft und glaube für die bisher einzige Art den bezeichnenden Farbnamen beibehalten zu sollen. Über das Vorkommen in Amerika und Afrika habe ich an anderer Stelle kürzlich berichtet (Tobler 1936).

Genus *Herpothallon* Fr. Tobler 1937 (nov. gen.).

Thallus plurime laxe contextus interdum crassitudine mediocris maculas bene cinctas usque ad 8 cm diametro formans, interdum praecipue super muscorum frondes singulis tractibus repens, hypothallo laxissime contexto byssino et saepe ad ambitum thalli conspicuo.

Thalli structura regulariter supra solem medullae modo laxa, superficie gonidia chroolepoidea, necnon protococcalia continens den-

siorque, partim gonidiis deficientibus hyphisque magis tenuibus protuberantias pyramidales erigens.

Fungus propter hypharum formam et propter nonnullas fibulas investigatas ad Basidiomycetum classem appartinens. Basidia incognita.

H. sanguineum (Sw.) Fr. Tobler 1937. (*Chiodecton sanguineum* (Sw.) Wainio).

Species characteribus generis. Thallus colore aut rubro aut albedo aut viridi, saepe elegantissime zonis varii coloris affectus. Hyphae gonidiis despoliatæ dense cristallis rubris copertæ, thallum vel thalli partem in sanguinis colorem tingentes, maxime in protuberantiis isidii-formibus, cristallis evanescentibus thalli colorem in albidum, gonidiis amplius apparentibus in viridem vertentes.

Habitat in corticibus arborum necnon in muscorum frondibus terrestribus regionum tropicalium et subtropicalium ab Argentina per differentes terras Americae meridionalis vel centralis usque ad Floridam Alabamamque.

Literatur.

Johow, Fr., Jahrb. f. wiss. Bot. **15**, 360—409 (1884). — Metzner, P., Ber. d. D. Botan. Ges. **51**, 231—240 (1934). — Nienburg, Fr., Anatomie d. Flechten (Linsbauer, Handbuch VI) (1926). — Tobler, Fr., 1. Ber. d. D. Botan. Ges. **49**, 158—166 (1931). — Ders., 2. Ber. d. D. Botan. Ges. **49**, 274—281 (1931). — Ders., Revista Sudamericana de Botanica **3**, 119—126 (1936). — Ders., Ber. d. D. Botan. Ges. **55**, 158—164 (1937). — Wainio, Ed. A., Acta Soc. pro Fauna et Flora Fennica, **7**, 143—144 (1890). — Zahlbruckner, A., Lichenes, Spez. Teil (Engler-Prantl, Nat. Pflanzenfamilien, 2. Aufl. Band 8) 259—261 (1926).

Druck von Ant. Kämpfe in Jena

FLORA

ODER ALLGEMEINE
BOTANISCHE ZEITUNG

HERAUSGEGEBEN VON

DR. O. RENNER

PROFESSOR AN DER UNIVERSITÄT JENA

NEUE FOLGE. 31. BAND

DER GANZEN REIHE 131. BAND

MIT 169 ABBILDUNGEN IM TEXT UND 11 TAFELN



534



JENA
VERLAG VON GUSTAV FISCHER
1936—1937

Alle Rechte vorbehalten

Printed in Germany

Druck von Ant. Kämpfe, Jena

Inhaltsverzeichnis.

	Seite
BENL, GERHARD, Eigenartige Verbreitungseinrichtungen bei der Cyperaceengattung <i>Gahnia</i> Forst. (Die Befestigung der Früchte an den persistierenden Filamenten.) Mit 11 Abbildungen im Text	369—386
BÜNNING, ERWIN, Über die Farbstoff- und Nitrataufnahme bei <i>Aspergillus niger</i>	87—112
DOSTÁL, R. und HOŠEK, M., Über den Einfluß von Heteroauxin auf die Morphogenese bei <i>Circaea</i> (das Sachs'sche Phänomen). Mit 8 Abbildungen im Text.	263—286
DRAWERT, HORST, Untersuchungen über die pH-Abhängigkeit der Plastidenfärbung mit Säurefuchsin und Toluidinblau in fixierten pflanzlichen Zellen. Mit 4 Abbildungen im Text	341—354
FUNK, GEORG, Über weißbunte Keimlinge von Esche (<i>Fraxinus excelsior</i> L.). Mit 2 Texttafeln	355—368
GEITLER, LOTHAR, Über eine schwer benetzbare aërophytische Blaualge. Mit 1 Abbildung im Text.	176—181
HELM, JOHANNES, Anlage und Entwicklung der Blattstielsdornen von <i>Quisqualis indica</i> . Mit 4 Abbildungen im Text	425—437
ITZEROTT, DOROTHEA, Über die Bedingungen der Stickstoffaufnahme, vor allem der Nitrataufnahme, bei <i>Aspergillus niger</i> . Mit 6 Abbildungen im Text	60—86
KÜRBIS, PAUL, Mykologische Untersuchungen über den Wurzelbereich der Esche (<i>Fraxinus excelsior</i> L.). Mit 17 Abbildungen im Text	129—175
PLJL, L. VAN DER, Fledermäuse und Blumen. Mit 21 Abbildungen im Text	1—40
RENNER, O., Erinnerungen an K. Goebel. Zur vierten Wiederkehr seines Todestages, des 9. Oktober 1932	V—XI
RENNER, O., Wilde Oenotheren in Norddeutschland. Mit 20 Abbildungen im Text	182—226
REULE, HANS, Vergleichend-anatomische Untersuchungen in der Gattung <i>Mesembrianthemum</i> L. Mit 8 Tafeln im Text	400—424

	Seite
RICHTER, WOLFRAM, Vorarbeiten zu einer Saprolegniaceenflora von Marburg. Mit 18 Abbildungen im Text	227—262
SCHAEPPi, HANSJAKOB, Zur Morphologie des Gynoeceum der Phytolaccaceen. Mit 11 Abbildungen im Text	41—59
SCHEERER, HANS, Experimentelle und zytologische Untersuchungen innerhalb der Veronica-Gruppe Pentasepala. Mit 22 Abbildungen im Text.	287—323
STRUGGER, SIEGFRIED, Die Vitalfärbung der Chloroplasten von Helodea mit Rhodaminen. Mit 4 Abbildungen im Text	113—128
STRUGGER, SIEGFRIED, Weitere Untersuchungen über die Vitalfärbung der Plastiden mit Rhodaminen. Mit 4 Abbildungen im Text und Tafel I	324—340
TOBLER, F., Über den Bau der Hymenolichenen und eine neue zu ihnen gehörende Gattung. Mit 7 Abbildungen im Text . . .	438—447
WALTER, HEINRICH, und BAUER, GRETTEL, Über das Einrollen der Blätter bei Farnen und Blütenpflanzen. Mit 11 Abbildungen im Text	387—399

Die Rose als Objekt der Züchtung

Von

Dr. H. v. Rathlef

Wissenschaftlicher Leiter der Zentralstelle für Rosenforschung
des Vereins Deutscher Rosenfreunde

Mit 6 Abbildungen im Text und 1 Tabellenbeilage

(„Arbeiten der Zentralstelle für Rosenforschung in Sangerhausen“. Nr. 1)

82 S. gr.8°

1937

steif brosch. Rmk 4.50

Inhalt: I. Allgemeiner Teil. Was ist Züchtung? Die Typen der Zuchtverfahren. Grundgesetze und Methoden der Züchtung und Erläuterung der gebräuchlichen Fachausdrücke. Das Zuchtmaterial. Worin besteht eine Erbanlage und was ist ein Merkmal? Zelle und Zellkern. Die Chromosomen. Die Reduktionsteilung und die Chromosomenpaarung. Die Teilung der Körperzellen. Chromosomenverdoppelung und andere Veränderungen der Chromosomenzahl in den Chromosomensätzen. Formeinheit, nahe und entfernte Verwandtschaft. Was ist unter Heterosis zu verstehen? Fertil-steril, interfertil-intersteril. Die Pollenqualität. / II. Die Typen der Kombination von Formeinheiten und ihre Produkte bei der Rose. Kreuzung von Formen mit gleichwertigen Chromosomensätzen. Kreuzung von Formen mit ungleichwertigen Chromosomensätzen, aber gleicher Chromosomenzahl. Kreuzung von Formen mit ungleichwertigen Chromosomensätzen und verschiedener Chromosomenzahl. Sterile Kombinationen. Kreuzungen, in denen Formen mitwirken, deren männliche und weibliche Geschlechtszellen verschiedene Chromosomenzahl haben. / Namenverzeichnis. Literaturübersicht.

Die Rose ist, trotzdem sie Liebhaber und praktisch ausgerichtete Fachleute seit Jahrhunderten ständig im Munde führen, ein wissenschaftlich nur ganz unvollständig ausgeschöpftes Objekt. Mit ihrer Vielförmigkeit und den eigentümlichen Fortpflanzungsverhältnissen vieler Formen bietet sie eine Fülle von Problemen und Untersuchungsmöglichkeiten, von denen die wenigsten wissen. Immer wieder wird die Beobachtung gemacht, wie sehr es an Aufklärung über die inneren Zusammenhänge der Entstehung der Vielförmigkeit in der Natur mangelt und welch großem Interesse man begegnet, wenn an der Rose, bei welcher ein sehr großer Teil der Stammbäume ähnlich wie bei den edelsten Rassepferden bekannt ist, die Vererbungsgesetze ad oculos demonstriert werden.

Die Schrift von Rathlefs entstand aus dem Wunsche, für den Rosenzüchter und Rosenliebhaber einmal das Wesentlichste zusammenzufassen, womit ihm die neuzeitliche Vererbungswissenschaft bei seiner Arbeit nützen kann. Die Arbeit soll dem gegenseitigen Verstehen von Wissenschaft und Praxis dienen und daher ist der Erläuterung mancher in der Wissenschaft allgemein gebräuchlicher Ausdrücke und Begriffe ein breiter Raum gewidmet, als auf den ersten Blick notwendig erscheint. Soweit möglich, sind die beschriebenen Vorgänge durch Beispiele an der Rosenzüchtung belegt, und es wird versucht, auf dem über Fertilität und Genetik der Rose bereits Bekanntem aufzubauen.

Damit ist zugleich in großen Zügen festgelegt, auf welchen Arbeiten wissenschaftlicher Natur die Zentralstelle für Rosenforschung des Vereins Deutscher Rosenfreunde ihre genetische Forschungsarbeit aufgebaut hat. Diese Arbeit ist somit ein Anfang; sie legt das Fundament und sucht die wichtigsten Probleme aufzuzeigen. Gleichzeitig wirbt sie um Mitwirkung und Verstehen der gebildeten und wissenschaftlichen Kreise.

Pteridophyten und Phanerogamen des Süßwassers

Unter gleichzeitiger Berücksichtigung der wichtigsten Wasser-
und Sumpfpflanzgewächse des ganzen Kontinents von Europa

Bearbeitet von

Prof. Dr. **Hugo Glück**

Heidelberg

Mit 258 Abbildungen im Text

(„Die Süßwasserflora Mitteleuropas“. Hrsg. von Prof. Dr. A. Pascher,
Prag. Heft 15.)

XX, 486 S. gr.8°

1936

Rmk 18.—, geb. 19.50

Diese Flora ist eine Zusammenfassung der wichtigsten systematischen Ergebnisse, die vom Verfasser früher in seinem bekannten, grundlegenden Werke „Biologische und morphologische Untersuchungen über Wasser- und Sumpfpflanzgewächse“ erzielt worden sind. Er gliedert die Vegetation unserer Binnengewässer in 3 große Regionen: I. Die Region der untergetauchten oder submersen Gewächse; II. die Region der Schwimmblattgewächse; III. die Region der Uferzone. Die Vertreter der Region 1 und 2 sind die eigentlichen Süßwasserpflanzen und umfassen weitaus den wichtigsten Teil des Buches. Die Vertreter der Region 3 stellen die Sumpfpflanzgewächse dar, deren Affinität zum Wasser eine recht verschiedene ist. Sie ist wiederum eingeteilt in 2 Gruppen: Die Glieder der ersten zeigen eine hohe Anpassungsfähigkeit an das Wasser, indem in gewissen Stadien gut entwickelte submerse Wasserformen bzw. Schwimmblattformen gebildet werden; die Glieder der zweiten Gruppe besitzen eine viel geringere Anpassungsfähigkeit, die bei den meisten Arten darin besteht, daß eine Streckung bzw. Reduktion der vegetativen Organe stattfindet. Die erstere Gruppe ist nahezu vollständig behandelt, während von den Vertretern der zweiten wegen des beschränkten Raumes nur die relativ wichtigsten aufgenommen werden konnten.

Berichte über die ges. Biologie. A: Bd. 39 (1936), 9/10: Die allbekannten Thallopflanzen-Bände der „Süßwasserflora“ sind hier durch einen, die höheren Wasserpflanzen behandelnden Band in glücklicher Weise ergänzt. Das in Betracht gezogene Gebiet umfaßt nicht nur Mitteleuropa, sondern ganz Europa, wobei für das nichtzentrale Gebiet wenigstens alles Wesentliche erwähnt wurde. . . . Für jede Art wird eine ausreichende Beschreibung gegeben und Verbreitung bzw. Standorte angegeben. Varietäten und Bastarde, vor allem auch Standortmodifikationen werden reichlich berücksichtigt. . . . Für jeden, der sich mit der Lebenswelt der Gewässer und Sümpfe beschäftigt, ist das Buch, das bei kleinem Umfang das Einschlägige recht ausführlich bringt, sehr brauchbar. . . .

Schmucker.

Zeitschrift f. Botanik. Bd. 30 (1936), 10: . . . Die Beschreibung der Formen ist erschöpfend und wird durch gute Abbildungen unterstützt. Die großen Erfahrungen des Verfassers auf diesem Gebiet werden damit in erfreulicher Weise der limnologischen Forschung zugänglich gemacht, die in dem Buch einen sicheren Wegweiser zur richtigen Bestimmung und Deutung der oft so vielgestaltigen Arten und Varietäten erhalten hat. Die Beifügung von Bestimmungsschlüsseln für steril gefundene Wasserpflanzen nach rein vegetativen Merkmalen wird dankbar begrüßt werden. Wer sich irgendwie systematisch, physiologisch oder ökologisch mit der Wasserflora zu beschäftigen hat, wird das Werk nicht entbehren können.

O. Stocker.

The botanical Gazette. Dez. 1936: . . . The volume is small and will fit many pockets. The figures are simply drawn but exceedingly clear helpful. . . . It is much to be desired that works of major scientific value, such as GLÜCK's really is, may be issued, even if in a small supplementary edition, in a permanent form for libraries.—E. E. SHERIFF.